VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. В. Кузьмин

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ МОРФОГЕНИЯ РАСТЕНИЙ: АНАЛИЗ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ И ФАКТОРНЫХ СИСТЕМ



Апатиты
1988

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ЛЕНИНА КОЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ им. С. М. КИРОВА
ОРДЕНА "ЗНАК ПОЧЕТА" ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКИЙ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ

А. В. Кузьмин

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ МОРФОГЕНИЯ РАСТЕНИЙ: АНАЛИЗ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ И ФАКТОРНЫХ СИСТЕМ

Апатиты
1988

Печатается по постановлению Президиума ордена Ленина
Кольского филиала им.С.М.Кирова Академии наук СССР

УДК 581.4:581.522.4.02

В монографии представлены результаты морфогенетических исследований растений с различными таксономическими и экологическими характеристиками. Демонстрируется эффективность использования корреляционного и факторного анализов в целях решения интродукционных и экологических задач. Предлагаемые методические разработки обеспечивают объективную биологическую интерпретацию и детальный анализ параметрических систем морфогенеза с использованием ЭВМ. Репрезентативность полученных выводов основывается на использовании статистически достоверных выборок с апробацией во временном аспекте вегетационных сезонов и разнообразных условиях произрастания (Апатиты, Рига, Львов, Ялта).

Разработанные подходы анализа морфогенетических явлений представляют собой теоретическую основу для развития специализированных интродукционных прогнозов и их практического использования в лесном и сельском хозяйствах. Ил. - 20, табл. - 14, библиогр. - 234 назв.

Ответственный редактор доктор биологических наук,
профессор И.Я.Лиепа

Рецензенты: канд.биол.наук В.Н.Исаков,
канд.биол.наук В.К.Жиров

© Кольский филиал АН СССР, 1988

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения формообразования растительного организма выделялась в качестве вполне оформленной ботанической дисциплины в глубокой древности и, продолжая развиваться в методологическом, понятийном, объективном аспектах, совершенствуя познавательные возможности, основанные на достижениях современной науки, продолжает оставаться одной из самых актуальных в биологии (Синнот, 1963). Прогресс фундаментальных разработок в фитоморфологии обусловил усиление значимости ботанических достижений в практической и экологической сферах человеческой деятельности, что способствует интенсивному, рациональному использованию природных ресурсов. Идеалистические и эмпирические основы ранней науки о формах в растительном мире (Arber, 1938) сменяются объективным теоретическим познанием, происходит становление динамической морфологии.

В настоящее время фитоморфологическая область исследований представляет собой организованный комплекс специализированных направлений и интенсивно разрабатывается советскими и зарубежными специалистами. На международных ботанических конгрессах и симпозиумах в Лондоне, Париже, Монреале вопросы морфогенеза растений рассматривались как наиболее актуальные. Во Франции регулярно работают коллоквиумы по отдельной тематике морфологии растений: структура соцветий - Париж, жизненные формы - Монпелье, общие вопросы структурной организации - Клермон-Ферран, ветвление - Дижон. В области экспериментальной морфологии специализируются лаборатории нескольких университетов Франции и научный центр в Орсе. В Советском Союзе вопросы формообразования растительных организмов являются предметом обсуждения на съездах Ботанического общества, специализированных совещаниях и конференциях по морфогенезу растений (Серебрякова, 1976).

Общий морфогенез растительного организма является исследовательской областью, в которой к настоящему времени накоплен огромный объем разнообразной информации (Куперман, 1972). На современном этапе проведения морфогенетических исследований задача реализации интегративных и прикладных подходов становится весьма актуальной и занимает статус сформировавшейся отдельной проблемы. Многие важные вопросы решаются успешно и отмечаются явные ориентации на новизну, обоснованность, преодоление методологических неудобств, универсальность (Кезин, 1985). Последнее требование подразумевает не только организацию комплексных исследований со специалистами других профилей, но и овладение биологами в необходимом объеме интенсивными подходами, в частности, математическими методами и способами обращения с программным обеспечением и вычислительной техникой (Афифи, Эйзен, 1982). Внедрение многомерных подходов анализа сохраняет принципы многообразия и единства живой природы и обеспечивает эффективное получение информации (Лиепа, 1980). Это приобретает важнейшее значение в случае полипараметрического описания растительного организма и применении системно-структурного подхода. Переход к количественному оцениванию морфогенеза растительного организма и изучение комплекса характеристик позволяют привести эмпирические данные к наиболее информативному виду, удобному для дальнейших логических построений. Используемые в настоящей работе корреляционный и факторный анализы позволяют реализовать указанные выше положения и представить полученные результаты в формализованном виде. Цель настоящей работы - анализ взаимодействия между динамической многомерной

структурой объекта и структурой воздействующих факторов в системном ключе при использовании количественных оценок.

Между морфологическими и физиологическими показателями имеется тесная связь, следовательно, изучая морфогенетические аспекты, представляется возможным судить о состоянии растительного организма (Михайловская, 1964), особенно при охвате различных уровней организации биологических структур (Численко, 1981). Это позволяет использовать параметрические оценки в диагностических целях. Все элементы растительного организма различаются по уровню сложности, степени активности, размерам и другим типам характеристик (Нухимовский, 1984), что обеспечивает при комплексном подходе формирование полноценного параметрического пространства. Экологические закономерности морфогенеза изучены посредством листа, поскольку наиболее информативными с данной точки зрения являются форма, физиологическое и структурное состояние листовой пластинки (Пленник, 1982; Тюрина, 1982; Кислюк и др., 1983; Талалуева, Косиченко, 1983). С целью исследования временных закономерностей роста элементов побега и получения представления о хронобиологических закономерностях (Войтенко, 1985) в совокупности с фолиогенетическим проводится анализ эндогенного формирования субапикальных, медиальных почек и цветочных зачатков.

Интродукция, которая в общебиологическом аспекте рассматривается как раздел экспериментальной экологии (Мауринь, Тардов, 1975), в значительной степени занимается вопросами поведенческих реакций в условиях новой среды. Морфогенетическое изучение переселенных растений в субарктических условиях и проведение широтного эксперимента являются эффективными средствами апробации используемого аналитического подхода. В теоретическом аспекте перспективны результаты, отражающие целостное развитие побега, гетерономные и автономные адаптивные процессы, параметрические структурные характеристики листа в условиях различных широт. Отмеченные познавательные возможности будут способствовать развитию подробного анализа взаимодействия экологических условий и растительного организма. Это может быть использовано при отборе растений для практического применения, а также в разработке оптимального комплекса агротехнических приемов при многомерном планировании исследовательской работы, которое обеспечивает минимальные затраты и получение разносторонних данных.

За оказанную помощь в работе автор выражает благодарность профессору, доктору биологических наук И.Я.Лиепе и младшему научному сотруднику Е.П.Третьяковой.

Глава I. АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ИССЛЕДУЕМОЙ ПРОБЛЕМЫ

Терминология и определения

Точное время появления термина "морфогенез" и его автор не известны. Э.Геккель в 1859 г. употребил сходный - морфогения (Синнот, 1963), которая является теоретической составляющей морфологии (Мейер, 1958). Р.Том (1970) приводит несколько наиболее распространенных формулировок определяемого термина: возникновение новых органических форм в процессе эволюции, формирование нового организма из зародыша, пространственные перемещения общего характера (образование пространственной структуры). Р.Том употребляет термин "морфогенез" в соответствии с его этимологией в самом общем смысле, а именно: для обозначения любого процесса возникновения или разрушения форм. Здесь следует подчеркнуть, что в таком контексте опускается как природа субстрата рассматриваемых форм, так и природа сил, вызывающих подобные изменения (Том, 1970). В.Ру называет морфогенез механикой развития (Синнот, 1963). В этой же работе производятся такие определения, как экспериментальная морфология, экспериментальная эмбриология, морфология развития, причинная морфология. О своем подходе Э.Синнот пишет, что нужно стремиться выявить стимулирующее развитие организмов формообразования и особенно биологическую организацию, наиболее очевидным проявлением которой служит форма. М.Х.Чайлахян и другие (1973) определяют морфогенез как процесс формообразования, т.е. заложение, рост и развитие органов (органогенез), тканей (гистогенез) и клеток (цитогенез) или клеточная дифференцировка у растений. Здесь, помимо общего определения, которое более близко формулировке, приведенной Р.Томом, дается конкретное для определения морфогенетического уровня (типа). Аналогичное определение дают П.И.Гупало и В.В.Скрипчинский (1971), по их мнению, морфогенез - формирование организма в целом. В отличие от предыдущего понятия формирование ограничивается организменным уровнем. Ф.М.Куперман (1972) вводит понятие онтогенетического морфогенеза, что ориентирует на рассмотрение формообразования во временном аспекте. М.С.Яковлев (1951) формулирует обсуждаемое определение как процесс роста и развития новых структур. М.В.Волькенштейн (1981) трактует морфогенез как возникновение определенных органов и организма в целом. В.Г.Александров (1961) считает, что морфогенез растений есть процесс выявления форм организма.

Перечень определений морфогенеза можно продолжать достаточно долго, так как сложность проблемы объясняет многообразие подходов ее разрешения. Под морфогенезом в настоящей работе мы будем понимать любой процесс возникновения или разрушения форм геометрических и топологическое распределение элементов системы при параметрическом подходе (общее определение). Применительно к настоящей работе рассматривается формообразование растений, а конкретнее - листьев и почек на побеге, включая саму ось формирующейся ветви (объективное определение). Геометрическое и параметрическое формообразования рассматриваются в соотношении с биологической организацией (аспектное определение).

Важными и часто встречающимися терминами являются: параметр, признак. Достаточно полный обзор трактуемых определений признака сделан в работе М.А.Авены (1969). Этому вопросу посвящены многие работы философов, ботаников, зоологов, математиков. Рассматривая приведенные формулировки, можно определить, что признак - это элемент распознавания, а параметр - элемент описания. Характерными параметрами при их объективной оценке могут служить признаки. Д.Джерферс (1981) формулирует параметр как величину, характеризующую популяцию в целом.

Еще одно важное понятие, которое следует рассмотреть,-это структура, она принадлежит к центральным понятиям общей теории систем. Рассматривая имеющиеся определения, мы принимаем структуру как устойчивую картину взаимных отношений элементов целостного объекта (Овчинников, 1969). С биологической точки зрения структуры являются выражением определенных процессов (Берталанфи, 1969). Переход от системы свойств к структуре может быть найден в том случае, если определены элементы целого и их устойчивые отношения (Овчинников, 1969). В остальном будет использована терминология, разработанная М.Х.Чайлахян.

Предметная область морфогении

Сравнивая определения, приведенные Э.Синнотом (1963) и Р.Томом (1970), можно констатировать, что первый акцентирует внимание на анализе влияния различных факторов при формообразовании и биологической организации, второй - на процессе рождения формы без учета субстанции и природы сил, вызывающих подобные явления. По нашему мнению, морфогению можно условно разделить на два основных типа: пространственный и функциональный. Такое разграничение напоминает предложенное Э.Майром (1970) деление биологии на функциональную и эволюционную. Пространственная носит весьма абстрактный и общий характер, и область ее приложения выходит далеко за пределы биологии, хотя даже в такой концепции установление соответствия в физиологическом плане между "морфогенетическим полем" и функциональным полем физиологов является не менее полезным (Том, 1970), что говорит об эффективной возможности синтетического подхода. Использование термина „морфогения" позволяет разграничить онтологические понятия морфогенеза и гносеологические в комплексе развивающихся морфологических дисциплин. Классификация и предметная область морфогении представлены следующим образом: дисциплина - морфогения; типы - пространственный, функциональный; классы - статический, динамический, структурологический; направления - сравнительное, количественное, аналитическое; подходы - геометрический, многомерный, топологический, графоаналитический; объекты - автономные, гетерономные, дихотомические, политомические.

Предложенные классы соответствуют этапам последовательного становления морфологических исследований и расположены в порядке увеличения степени сложности. Направления выделены сообразно характеру решаемых задач и способу представления окончательных результатов. Подходы соответствуют методам анализа эмпирической информации. Объекты определяются реакцией по отношению к воздействию внешних факторов и характеру морфогенетических процессов. Определенные выше градации не являются детерминированными и при различной организации исследовательского процесса очевидны их разнообразные комбинации. Предложенная схема позволяет обозначить место разрабатываемого направления в общей системе морфологических исследований, наметить возможности интеграции со смежными и вспомогательными дисциплинами.

В любом случае при изучении геометрической формы ботанических объектов морфология будет являться основой исследования. Собственно морфология используется в систематических, эволюционных и филогенетических концепциях (Синнот, 1963). Динамическая морфология используется и применительно к концепции биологической организации, которая наиболее четко проявляется при развитии организма. При этом форма - видимое проявление внутренних связей - является очевидной и легкодоступной изучению (Синнот, 1963).

Многие работы посвящены таким морфогенетическим явлениям, как онтогенез и органогенез, с физиологической точки зрения. Подробный обзор и история развития исследований по этому вопросу представлены в работе П.И.Гупало и В.В.Скрипчинского (1971). Ф.М.Куперман (1972, 1973) определяет общее направление морфофизиологических исследований. С точки зрения предложенной классификации такой тип является функциональным.

Оригинальные исследования по анализу геометрического построения таких пространственно сложных элементов растительного организма, как ветви с использованием компьютерного моделирования, представлены в работах Д.Фишера (Fisher et al.,1979a,b),Х.Хонды (Honda et al., 1981), К.Никласа (Niklas et al.,1982). Преимущество такого подхода особенно очевидно при изучении объектов, трудно поддающихся непосредственному анализу с учетом, что ветвление является принципиально важной особенностью большинства растительных организмов (Серебряков, 1952).

Еще один существенный аспект изучения формы - это морфометрический анализ на ультраструктурном уровне (Mauseth 1980, 1981a,b; Niklas, Mauseth, 1980). Такое изучение позволяет определить состав и структуру клеток в различных типах тканей, их перемещение и соотносительные объемы. Отмечено, что прекращение развития на клеточном уровне связано с образованием полости в сосудистой меристеме (Cecich, 1981).

Многие современные исследования в основном характеризуют изучаемые процессы во временном аспекте, и это относится не только к области морфогении. Пространственные характеристики процессов развития, которым уделяется значительно меньше внимания, включают в себя регионализацию, или образование пространственной структуры (pattern formation), а также морфогенез, или возникновение формы (Вольперт, 1970). Определение пространственной структуры и ее соотношение с морфогенезом, применительно к данной работе, понимается как взаимосвязанные элементы формы и их совокупная топология.

Геометрическая форма, а главным образом ее качественная характеристика является выражением внешних и внутренних причин (Витковский, 1964), под которыми понимается биологическая организация. Поэтому сама форма и динамическое отображение процесса ее становления имеет причинно-следственную характеристику (Серебряков, 1959). Живые системы характеризуются значительно более высоким уровнем упорядоченности, чем неживые (Кастлер, 1967), что должно проявляться в гармоничности геометрического и структурного построения растительного организма. Изменение функционального процесса сопровождается пространственным перемещением формы в целом и новообразованиями (Лодкина, 1983). Так, например, деформационные нагрузки существенным образом влияют на формообразование через векторные операторы (Gandar,1983b) и стимулируют возникновение аксилярного почечного примордия (Lintilhae,Vesecky,1980).

Изучая выбранные объекты, мы выполняем их описание или оценку через систему параметров (параметрическое пространство). Это пространство имеет объективные характеристики, которые измеряются сообразно поставленным задачам и существующим возможностям. Применительно к пространственным характерис-

тикам отмечено, что устойчивость организма основывается на конкуренции между полями, между более простыми "архетипами", борьба которых порождает структурно устойчивую геометрическую конфигурацию (Том, 1970). Располагаясь упорядоченно, параметры образуют некоторое закономерное построение, которое определяется как структура параметров (параметрическая структура). Помимо этого, сама упорядоченность (биологическая организация) может быть охарактеризована параметрической организацией в численном представлении. Все приведенные выше определения основываются на системе выбранных параметров. Можно надеяться, что анализ морфогенетического процесса в таком аспекте позволит более глубоко понять определяющие его причины и вскрыть более тонкую диалектическую структуру исследуемого объекта (Алтухов, 1984).

Общая морфогения

Морфогения как наука начала развиваться в последнее десятилетие 19 в. Этой проблеме были посвящены труды целой плеяды известных ученых, которые работали в различных областях биологии (Куперман, 1961; Синнот, 1963). В последнее время морфогенетическими исследованиями были охвачены более 23 семейств высших растений (Куперман, 1972).

Исторический анализ изучения морфогенеза различных жизненных форм травянистых и древесных растений приводится в работе П.И.Гупало и В.В.Скрипчинского (1971). Обобщая имеющийся к тому времени материал, Ф.М.Куперман наметила двенадцать этапов органогенеза, общих для всех жизненных форм цветковых растений; одновременно анализировался онтогенетический ход развития растения в целом.

Морфогенез древесных растений главным образом ограничивался проведением исследований по их органогенезу. Первые работы по изучению сроков заложения цветковых почек у вишни были проведены в 1874-1877 гг., позднее работы в этом направлении, на примере большого количества плодовых растений, были продолжены Л.М.Ро (1925, - цит. по Гупало, Скрипчинскому, 1971). Общему морфогенезу древесных растений и формированию вегетативной структуры посвящена работа И.Г.Серебрякова (1962). Форма кроны и закономерности расположения ветвей имеют исключительное экологическое значение, поскольку растение занимает оптимальное пространственное положение. Этому интереснейшему вопросу, а также выявлению архитектоники и адаптивной геометрии кроны посвящены работы Е.Г.Мининой и других (1984). В целом проблема общего пространственного морфогенеза растений изучена недостаточно полно по причине сложности проведения исследований на организменном уровне только традиционными методами. Перспективным направлением в решении этого вопроса является методологический подход, основанный на количественном анализе системы параметров.

Рассматривая работу О.Т.Помаленькой (1961), можно проследить основные этапы становления морфогении от статической идеалистической до современной динамической. Приобретая новые качества и расширяя сферу изучения, наука о форме растений переросла, по выражению А.Н.Бекетова (Помаленькая, 1961), в науку о причинах растительных форм и, как считает Э.Синнот (1963), стала занимать центральное положение в биологии.

Органогенез

Циклическая последовательность органогенезов составляет более масштабный по времени морфогенетический процесс - онтогенез. Обширный обзор по ис-

тории его развития, начиная с античного времени, представлен в работе Ф.М.Куперман (1963). В период с 1949 по 1970 гг. было опубликовано около тысячи работ, посвященных экспериментальному исследованию органогенеза на примере различных видов цветковых растений из 23 семейств (Куперман, 1972). Морфологические особенности семейства сложноцветных позволяют проследить эволюционное развитие цветков и формирование характерных бутонов (Александров, Савченко, 1951). Орган растительного организма является единством формы и функции, и заключается это в его специализации и взаимоотношении со средой (Навашин, 1951 ; Larson, 1983), что хорошо прослеживается на образцах из семейства жимолостных (Артюшенко, 1951). Помимо специализированных, могут наблюдаться переходные функции, что соответственно вызывает и промежуточные типы органов, как показали исследования, проведенные по морфологии плодов и соцветий на образцах из различных семейств (Артюшенко и др., 1951; Коновалов и др., 1951; Челядинова и др., 1961; Лейсле, 1961; Mayers et al., 1983a,b).

Следовательно, органы по способу предназначения могут классифицироваться на полифункциональные и монофункциональные. В отношении происхождения вегетативные и генеративные почки являются гомологичными, но вегетативная почка сохраняет способность к дальнейшему развитию, а генеративная теряет ее и, таким образом, является конечной, монофункциональной (Яковлев, 1951). Аналогичная закономерность проявляется в параллелизме организации листа и побега (Тимонин, 1984). Фазы развития отдельных растительных органов проходят асинхронно, интенсивность дифференциации и продуктивности одних снижается, других - увеличивается (Минина, 1951). В целом процесс роста носит колебательный характер и находится под контролем коррелятивных закономерностей, открытых А.Н.Бекетовым (Щербакова, 1954); к аналогичному выводу пришли Н.И.Лященко (1964), Н.Г.Рытова (1972, 1975), М.Гедс, П.Дюриу (Guedes, Dupuy, 1983); Д.Моусет, К.Никлас (Mauseth, Niklas, 1979). При этом следует учитывать, что корреляции не имеют стабильного характера, могут группироваться и изменяться в процессе развития (Кренке, 1928; Richards, 1982). Так, у волчьего лыка оказалось невозможным установить общие фазы обособления для всех почек (Трофимов, 1954). Скорость роста органов связана с их размерами и эволюционным развитием (Kirchoff, 1983; Kummerov et al., 1983).

Временная гетерогенность окончания роста в цветочных почках происходит сначала в кроющих листьях, затем в цветоложе и околоцветнике и в последнюю очередь в бугорках тычинок и пестика (Петровская, 1954; Чувашина, 1961). Сложность корреляционных отношений в процессе органогенеза доказывается и способностью древесных растений к внутрипочечной дифференциации в зимний период (Моисеева, 1956). В некоторых случаях растения могут сохранять свою естественную календарную ритмику даже в условиях интродукции (Артюшенко, Соколов, 1958). Интересно заметить, что в условиях Кольского полуострова количество кроющих чешуй у сирени венгерской в материнской почке меньше, чем в Ленинграде. В связи с этим свойства чешуй, улучшающих зимостойкость растений вероятно, преувеличены (Ефимова, 1959).

Значительная часть исследований по органогенезу древесных растений проведена на культивируемых деревьях и кустарниках (Куперман и др., 1982). Разнообразие видовых и внутривидовых таксонов обусловливает широкий диапазон ритмологических особенностей развития растений (Клабуков, 1961), которые регулируются главным образом условиями окружающей среды (Челядинова, Никитинская, 1961; Белолипов, Смирнова, 1982). По мнению И.С.Руденко (1960), переход к генеративному развитию достигается путем согласованного действия всего

растительного комплекса, изменение физиологического состояния сопровождается вариацией филотаксиса (Meicenheimer,1982; Житков, 1983). Формирование почек происходит одновременно с ростом побега и продолжается после его окончания (Коломиец, 1961 а, б), заложение вегетативных и генеративных органов осуществляется параллельно (Бородина, 1961 а, б).

Как показали исследования К.А.Сергеевой и И.В.Кандаровой (1961), проведенные на большом количестве древесных пород, сроки дифференциации генеративных почек зависят не только от условий среды, но и от биологических особенностей организма. К сожалению, степень экологической и организменно-специфической зависимости в цитируемых работах не приводится, а это разграничение является, по своей сути, весьма важным объектом научного рассмотрения и непосредственно связано с адаптивными возможностями растения. В основном формирование почек происходит в год, предшествующий цветению (Витковский, 1961; Шолохов, 1961), но при соответствующих условиях однолетние побеги могут вступить в фазу цветения и плодоношения (Машкин, 1961). Специализация пазушных почек заключается в формировании определенных органов: генеративные - получают приоритетность в летне-осенний переходный период, в результате, крона является совокупностью функционально разнокачественных побегов (Строчкова, 1961), что в свою очередь влияет на направление внутрипочечного развития (Трескин, 1983). По мнению Л.Вольперта (1982), клетки сначала определяют свою пространственную организацию, а затем происходит реализация координатного положения в соответствии с генетической информацией.

Аналогичная пространственно-генетическая сопряженность имеет место и в организме растений (Gandar , 1983). Увеличение объема промеристемы и ограничение роста ее основания инициирует образование оси соцветия (Коломийцев, 1961). Качественные переходные интервалы в развитии растительных организмов связаны с преобразованием и разрушением структур на клеточном уровне (Серебряков, 1952; Лисовенко, 1961). Такие перестройки могут наблюдаться и на других уровнях биологической организации, они являются критическими (Бородина, 1961 б; Жирмунский и др., 1982). В определяющие моменты роста растения проявляют высокую чувствительность к внешнему воздействию и поддаются искусственному регулированию. Как показали исследования (Плакида, 1961; Усков, 1961 а; Брухлей, 1961), система агротехнических мероприятий, разработанная с учетом пороговой динамики, является очень эффективной. В неблагоприятные периоды при нарушении элементов, которые сформировались внутри почки, регенерация органов происходит заново в более короткий весенне-летний период, что приводит к образованию тератологических частей (Усков, 1961б); аномальные образования часто встречаются у ранних сортов яблони (Константинов, 1961). Применительно к условиям Кольского Севера органогенезу березы и рябины посвящены работы Е.В.Шляковой (1961а, б). Здесь отмечается, что процесс формирования генеративных органов продолжается два-три года.

Многообразные экологические факторы представляют собой формообразующий комплекс, воздействие которого в некоторых случаях сказывается на изменении пола отдельных растений (Вальцова, 1961; Минина, Ларионова, 1979). Совместное влияние различных параметров окружающей среды меняется существенным образом при изменении интенсивности одного из них (Дворянкин, 1961). Особое значение имеет отклонение внешних причин в соответствующие периоды морфогенетического развития, что вызывает нарушение обычного порядка заложения элементов цветка (Лейсле, 1961). С адаптивной точки зрения аномальные формообразования, которые встречаются в неблагоприятные периоды роста, являются закономерными. К примеру, в Полярно-альпийском ботаническом саду из одной генеративно-веге-

тативной почки черной смородины вырастало больше кистей, чем в условиях Ленинградской области (Витковский, 1963). Наряду с разнообразием фактов органогенетического развития, выявлены четкие закономерности интенсивного роста побегов на первых этапах, замедленного на последующих и типичного органообразования, начиная с четвертого этапа (Витковский, 1972; Витковский и др., 1978). Компенсация хронологического ритма к концу вегетационного периода происходит даже в тех случаях, когда смещение фенологических фаз наблюдается на месяц из-за неблагоприятных условий (Екатеринчева, 1964). Естественно, что в аналогичных случаях наблюдается неоптимальное морфологическое развитие, это демонстрирует пространственно-временную целостность морфогенетического процесса.

Сроки закладки органов и последующая интенсивность их развития связаны с успешностью перенесения растениями неблагоприятных условий и периода покоя (Хитрова, 1964). При укороченном вегетационном сезоне с адаптивной точки зрения преимущества получают растения, заблаговременно формирующие побеги (Перк, Халлоп, 1964). Качественно различные периоды в онтогенезе, их последовательность и соответствие временному ритму привели к разделению понятий хронологического и физиологического возраста (Заугольнова, 1968). В ходе онтогенетического развития физиологическое состояние верхушечной меристемы меняется, в то же время недифференцированная ткань остается молодой (Ростовцева, 1969). В неблагоприятные периоды сформировавшиеся генеративные почки в базальной части побега гибнут из-за отсутствия питательных веществ (Абрамишвили, 1976). В противоположность этому в неблагоприятных сухих условиях древесные растения рано вступают в генеративную фазу развития и имеют интенсивное цветение и плодоношение (Лысова, 1976).

Следовательно, неблагоприятные условия могут тормозить и стимулировать вхождение растительного организма в репродуктивное состояние, влияя на количественные характеристики (Wolgast, Zeide, 1983). Существует целый комплекс механизмов на физиологическом и биохимическом уровнях, которые позволяют предохранить наиболее жизненно важные ткани в почках (Тюрина, 1981) и осуществить взаимодействие между различными органами (Чайлахян, 1975). Взаимозависимость наблюдается между целым и частью и может быть определена пропорциональными характеристиками, которые в некоторых случаях являются более информативными, чем абсолютные величины. Отношение листовой площади к общему сухому весу растения принимается как важный показатель урожайности (Doust e t al., 1983).

Приведенные выше примеры морфогенетического развития, их взаимодействие с внешней средой и отдельными факторами воздействия (Куперман, 1963) позволяют сделать вывод о многомерности органообразования. Теоретическое единство этапов органогенеза всех цветковых растений, использование количественных показателей и вычислительной техники позволит унифицировать систему морфогенетического изучения (Куперман и др., 1970) и наметить дальнейшие пути формализации и обобщения в области формообразования растительных объектов. Многообразный мир растений со свойственными ему явлениями представляет собой динамическую генеральную совокупность, элементы которой гетерогенны по своей природе, приходящи и взаимозаменяемы (Шульгин, 1973). Временная и географическая изменчивость морфогенетических процессов является основой для биофенологии и экофенологии, использование которых в практике народного хозяйства позволяет осуществить детальное экологическое районирование (Булыгин, 1982). Особенно интересна сезонно-ритмическая структура годичного цикла, интерпретация которой на основе математического анализа позволяет реализовать прогно-

стические характеристики морфофенологических явлений (Булыгин, 1980а; Булыгин, Довгулевич и др., 1980; Булыгин, Курочкина и др., 1980; Булыгин, Довгулевич, 1980; Булыгин, 1980б).

Интенсивность органогенеза зависит не только от внешних условий и систематического положения растения, но и от возрастного состояния организма (Артюшенко и др., 1952). По мнению В.О.Казаряна (1969), главной причиной старения растений является нарушение функциональной связи между двумя совокупностями полярно расположенных органов - корней и листьев, причем первые растут наиболее интенсивно ночью. Рост побегов лиственницы начинается через три-четыре недели после распускания листовых почек, так как за это время в корнях происходит синтез метаболитов, необходимых для линейного развития (Федорова, 1982). Г.Х.Молотковский (1961) определяет внешнюю полярность, коррелирующую с окружающими условиями и характеризующую качественные особенности объекта, внутренняя полярность выражает противоречивость и самодвижение организма. Примером временной гетерогенности в процессе развития у растений могут служить общие возрастные изменения организма и собственные - метамерных органов (Кренке, 1940; Гупало, 1975; Минина и др., 1983). Выделяется три типа старения и отмирания листьев: вместе с растением, всех по причине сезонности и только некоторых при сохранении жизни организма (Клячко, Кулаева, 1975).

Таким образом, разнообразие приспособительных реакций растений к внешним факторам является существенной методологической трудностью для создания целостной теории онтогенеза растительных организмов. К настоящему времени уже сделаны важнейшие фундаментальные обобщения в морфофизиологической и экологической областях, но это всего лишь первые и наиболее легкие шаги в решении проблемы эволюции онтогенеза (Скрипчинский, 1975). Для систематизации многообразных морфогенетических явлений необходим подход с высоким уровнем возможностей обобщения и наиболее перспективными в этом отношении можно считать математические методы.

В стрессовых ситуациях происходит мобилизация пластических веществ даже с далеко расположенных органов. За счет гибели некоторых элементов растительной структуры организму удается сохранить целостность (Богдан, 1981). В любом случае, когда происходит воздействие внешних и внутренних факторов на рост растения, наблюдается изменение эндогенных условий и физиологических процессов (Крамер, Козловский, 1983). Используя морфогенетические подходы, можно наиболее четко проследить основную черту биологической организации - нарастание упорядоченности на фоне возрастающей гетерогенности структуры (Белоусов, 1983 - цит. по Демкив, 1981). Растительный организм обладает устойчивостью в некотором диапазоне: кратковременные и умеренные воздействия могут вызвать даже усиление роста (Пустовойтова, 1981). В неблагоприятной ситуации растения используют компенсаторные механизмы, заменяющие один параметр другим (Протасова, 1981), реализация указанных приемов возможна при наличии корреляционной организации (Лонг, 1982).

В настоящее время разработаны методы формального морфологического описания с использованием телевизионной анализирующей аппаратуры в комплексе с ЭВМ (Альтерман и др., 1978; Исаков и др., 1979; Исаков, Фролов, 1980; Исаков, 1980 а, б). Перспективное развитие указанного подхода и переход на графоаналитические методы позволит значительно ускорить морфогенетические исследования, существенно повысит их уровень и степень обобщения (Кузьмин, 1986).

Эколого-эволюционная морфогения

Анализ воздействующих причин далеко не исчерпывает всей сложности морфогенетических построений. Ростом растительного организма управляют две группы закономерностей: коррелятивные и автономные, которые обусловливают разнообразие растительных форм (Юрцев, 1976). Главным преимуществом биоморфологии является возможность широких сопоставлений по сравнению с более интенсивными подходами (физиологическим, биохимическим). Природа циклического роста побегов имеет автономный характер, при корректирующем ритме условий внешней среды. Таким образом, жизненная форма и динамика ее развития в онтогенетическом и сезонно-ритмологическом аспектах является основой для создания структурной ботаники и может быть признана ее узловым моментом (Юрцев, 1976). Экобиоморфа является природной типовой адаптивной организменной системой (Зозулин, 1976), при определении которой наиболее рациональным считается эколого-морфологический подход (Гатцук, 1976). В общей архитектонике древесных растений изменение анатомической структуры в сторону "отравянения" является следствием ускорения циклов развития скелетных осей (Серебряков, 1959), что сопровождается усилением степени самостоятельности побегов (Хохряков, 1976). Разветвленная система - сугубо пространственная категория, где наибольшее соответствие основному направлению развития сопровождается большими размерами производных метамеров (Шафранова, 1981).

Сезонно-ритмологические кривые развития экоморф и их совокупностей относятся к двум типам: бореальному (одновершинному) и средиземноморскому (двухвершинному) (Серебрякова, 1976). Во внутрисезонном временном аспекте развитие генеративных органов опережает и отдаляется от вегетативных (Крылова, 1976). Существует и третий тип ритмологического развития морфогенетического процесса, когда происходит адаптация к ритму фитоценоза в сообществах, в то время как в аридных условиях более существенным можно считать приспособление к факторам внешней среды (В.В.Скрипчинский, Вл.В.Скрипчинский, 1976). Следовательно, по характеру причинности на различных уровнях биологического усложнения динамика экоморфогенеза может быть аутэкологической и синэкологической, что в конечном итоге выражается в комплексном проявлении морфогенетической реакции.

Морфологические структуры растения тесно взаимосвязаны (Михайловская, 1981), растительные организмы имеют различные возможности к экоморфическим перестройкам (Steingraeber et al., 1979; Серебрякова, 1981), которые оказывают существенное влияние на строение генеративных (Мазуренко и др., 1981) и вегетативных органов (Нахуцришвили, 1983). Экологический морфогенез целостен по характеру, что позволяет фиксировать его константные состояния, при определении тенденции которых можно выявить основное филогенетическое направление развития (Шарова, 1981). По величине уровень целостности может изменяться, тогда появляются условия для структурологических перестроек и новообразований. Наиболее информативными с экологической точки зрения являются форма, физиологическое и структурное состояния листа (Пленник, 1982; Тюрина, 1982; Schultz et al., 1982; Кислюк и др., 1983; Талалуева и др., 1983).

Помимо всевозможных проявлений аутэкологического и синэкологического морфогенеза, представляется возможным выделение еще одного типа формообразовательного процесса - эндогенного (Кузьмин, Жиров, 1985). В различные по погодным условиям годы у растения одного вида из удаленных частей ареала кривые внутрипочечного развития оказались довольно сходными (Шилова, 1981). Закономерности формообразования, по мнению А.А.Любищева (1982), являются

не только результатом приспособления, но и имеют собственную логику, форма не является внешним результатом взаимодействия составных частей, а может рассматриваться как самостоятельный процесс. Морфогенетические закономерности невозможно свести только к экологии и физиологии, в системе формообразования ни один из подходов не может претендовать на универсальность или привилегированное положение (Любищев, 1982). Комплексный подход, который может быть эффективно использован при изучении морфогенетических процессов, должен включать следующие возможности: универсальность анализа, различные уровни обобщения и формализованный образ сравнения.

Морфобиологические закономерности обладают огромным уровнем обобщения и могут быть применимы в эволюционном плане к растительному и животному миру. Это относится к понятиям ароморфоза, идиоадаптации, ценогенезу и общей дегенерации, предложенным А.Н.Северцовым (1934). В связи с этим существенное теоретическое значение приобретают морфогенетические акселерации и ретардации, которые происходят при R- и K-селективном режиме, при последнем выявляется возможность к "деспециализации" предковых структур и эволюционному преобразованию(Серебрякова, 1983). В дальнейшем происходит адаптация и становление системы надежности, которая обусловливается резервированием, модификацией, гетерогенностью, но возможны случаи "отказа" – нарушение выработанных функций (Гродзинский, 1984). Увеличение сложности системы порождает новые качества, не свойственные ее составным частям, разнообразие форм является результатом дифференцированного роста (Спенсер, Д'Арси Томпсон, Хаксли цит. по Тахтаджян, 1964). Изучение законов организации, структурное единообразие и изоморфизм наиболее полно реализуются при совокупном анализе различных уровней биологической организации (Тахтаджян, 1964). Процессы онтогенеза имеют характерные времена и порождают соответственные пространственные структуры, которые определяются дришевскими, динамическими, гольтфретеровскими и эпигенетическими межуровневыми явлениями; приобретение новых качеств сопровождается потерей устойчивости (Белоусов, 1983). По мнению Г.М.Мартыненко (1983), биологическая организация, эволюционное становление сопровождаются и определяются явлениями гетерономии и автономии, которые взаимно дополняют друг друга и образуют диалектическое единство.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика эмпирического материала

Сбор первичной информации с целью пространственного и временного изучения морфогенеза интродуцированных и аутохтонных растений проводился на базе дендрологической коллекции Полярно-альпийского ботанического сада-института. Характеристика природных условий указанного географического пункта приведена в работе Г.Н.Андреева (1975). В условиях Кольской Субарктики эмпирический материал был собран в 1980-1983 гг., широтный эксперимент и получение фолиогенетических параметров по маршруту – Ялта–Львов–Рига – реализованы в ходе экспедиционных сборов 1982 г. Таксономические и географические краткие характеристики исследованных растений представлены в табл.1.

Во всех интродукционных пунктах рассматриваются образцы культивируемых древесных растений различной степени адаптации, что позволяет провести сравнительный анализ в нескольких аспектах. В сходных условиях места обитания растения различной систематической принадлежности могут иметь аналогичные черты морфогенетического поведения, поэтому для сопоставления с интродуцентами использовались аутохтонные виды. Таким образом, принцип соотносительности сохранялся на всем протяжении сбора начальной информации. В целях адаптивной ординации растений из коллекционных фондов Полярно-альпийского ботанического сада были использованы многолетние фенологические наблюдения и градации Н.М.Александровой и Б.Н.Головкина (1978). Согласно указанному подходу, интродуцированные на Кольском полуострове образцы распределяются следующим образом: первый вариант – I, второй вариант – Ш, третий вариант – IУ, четвертый вариант – П, шестой вариант – I, десятый вариант – УI. В данном случае следует отметить, что большее цифровое значение соответствует меньшей адаптивности, выраженной в баллах по фенологической шкале. Отмеченный подход целесообразно использовать при обобщении многолетних данных, он удобен для предварительного планирования исследований. В отдельные вегетационные сезоны бальные оценки могут различаться существенным образом в пределах временной шкалы одного объекта, между рассматриваемыми растениями, по количественным показателям и переходить в качественно новое состояние в связи с возрастными изменениями. В случае подобного морфогенетического анализа указанные выше проявления становятся вполне очевидными и требуют непосредственного учета на этапе оформления выводов.

Исследование проводилось на удлиненных побегах аналогичной экспозиции, по биоморфологической субординации листья анализируемых образцов главным образом относятся к монофилам (Нухимовский, 1980) и являются наиболее гетерогенными органами растения. Принимая во внимание вариационные характеристики эмпирических рядов, был определен необходимый объем выборки по наиболее изменяющемуся параметру – длине листа. В случае линейного анализа размер пробы был равен 60, при многомерном подходе указанная величина равна 20, без уменьшения уровня достоверности. Эмпирические ряды исследования были проверены с помощью критерия X^2 на соответствие закону нормального распределения (Вентцель, 1969) и правилу Романовского (Зайцев, 1973), что подтвердило возможность рассматриваемые данные моделировать указанным выше законом (Кузьмин, 1982 а). В качестве систематического источника использовалась работа С.К.Черепанова (1981).

Органогенетический материал собирался по трем типам почек в зависимости от места расположения на побеге: апикальные, субапикальные, медиальные, расположенные в срединной части побега. Массивы этого типа данных являются более стабильными, чем фолиогенетические параметры и не отличаются высокой вариабельностью. Кроме указанных выше типов, рассматривались верхушечные (ОА) и медиальные (ОВ) вновь формирующегося побега (О). Усреднение собранных экземпляров проводилось в два этапа: во время сбора с модельных особей и перед проведением препарирования. Таким образом, используя простые измерения, можно лимитировать вариационный разброс внешних и внутрипочечных параметров.

Таблица I

Объекты морфогенетического исследования

Вари-ант	Вид	Пункт исследования	Объект
1	Syringa villosa Vahl	Апатиты	И
2	Syringa sweginzowii Koehne	То же	И
3	Syringa Jacq. f.	"	И
4	Syringa Josikaea Jacq. f.	"	И
5	Sorbus gorodkovii Pojark.	"	А
6	Salix schwerini E. Wolf	"	И
7	Salix phylicifolia L.	"	А
8	Salix caprea L.	"	А
9	Salix borealis (Fries) Nasar.	"	А
10	Tilia cordata Mill.	Ялта	И
11	Syringa wolfii Schneid.	То же	И
12	Syringa villosa Vahl	"	И
13	Syringa velutina Komm.	"	И
14	Syringa josikaea Jacq. f.	"	И
15	Lonicera tatarica L.	"	А
16	Viburnum Lantana L.	Львов	А
17	Ribes carpaticum Kit.	То же	А
18	Syringa josikaea Jacq. f.	"	А
19	Syringa josikaea Jacq. f.	"	И
20	Syringa josikaea Jacq. f.	"	И
21	Syringa velutina Kom.	Рига	И
22	Syringa wolfii Schneid.	То же	И
23	S yringa villosa Vahl	"	И
24	Syringa josikaea Jacq. f.	"	И
25	Syringa sweginzowii Koehne	"	И
26	Amelanchier rotundifolia (Lam.)	"	А

ПРИМЕЧАНИЕ. И - интродуцированные; А - аутохтонные виды.

Методы сбора информации

При сборе фолиогенетических проб за основу использовалась методика Ю.Тамма и В.Росса (1980), в качестве дополнения были рассчитаны объем листа и коэффициент удлиненности (Васильев и др., 1977). Весьма информативным показателем является коэффициент заполнения поверхности, который определяется как отношение площади листа и описанного прямоугольника. Последний параметр интересен как характеристика морщинистости (ригидности) листа, за счет которой истинная площадь пластинки может существенно превышать проекцию и изменяться в зависимости от окружающих условий. В целом подобранный параметрический комплекс адекватно описывает процесс фолиогенеза, удобен для формирования матриц начальной информации и содержит структурные и системные группировки (Кузьмин, 1984).

Для расчета указанных выше характеристик были получены промежуточные показатели, которые относятся к используемым в методике насечкам определенной площади. Сюда относятся: сухая масса (O), сырая масса (N) и площадь (M) дисков. Используемые в работе показатели и формулы их расчета представлены в табл.2.

Таблица 2

Фолиогенетические параметры

Условные обозначения	Параметр	Элементы расчета
A	Длина (I)	
B	Ширина (2)	
C	Толщина (3)	
D	Сырая масса (4)	
E	Содержание сухого вещества (5)	E = O/N
F	Сухая масса (6)	F = E x D
G	Поверхностная плотность на сырую массу (7)	G = N/M
H	Поверхностная плотность на сухую массу (8)	H = O/M
I	Площадь (9)	I = D/C
J	Объем (I0)	J = I x C
K	Коэффициент удлиненности (II)	K = A/B
L	Коэффициент заполнения поверхности (I2)	L = I/(AxB)

Морфогенетическое исследование терминальных удлиненных побегов проводилось на пяти особях каждого варианта, интервал сбора образцов определялся в зависимости от интенсивности развития (Руденко, I960) при I0-кратной повторности. Собранные побеги фиксировались в спиртово-глицериновом растворе, соотношение 85/I5%, упаковывались в марлевые конверты и помещались в герметичные банки из темного стекла. Морфометрическое исследование объектов проводилось с использованием стереоскопического биологического микроскопа МБС-9, полученные таким образом величины при различной степени увеличения затем были переведены в миллиметры. Сбор эмпирической информации по прохождению органогенеза проводился одновременно с фолиогенетическим анализом для решения задач синхронного развития и взаимозависимости листа с другими элементами побега, которые представлены в табл.3.

Анализ первого типа почек (апикальных) подробно проведен в процессе изучения фолиогенеза по параметрам, представленным в табл.2. Перечисленные характеристики выбраны как постоянно фиксируемые в течение исследуемого периода, значительное количество морфоструктур имеет различную временную динамику и собственное время фиксации, что не позволяет включить их в рассмотрение при совокупном анализе.

Методы обработки данных

Элементы математической статистики по обработке эмпирических данных рассчитывались на мини-ЭВМ "Электроника ДЗ-28" с использованием программ статистического блока. При этом в качестве пособий по проведению вычислений и интерпретации полученных результатов применялись руководства (Бейли, I963; Зайцев, I973; Кокс и др., I978; Пугачев, I979; Лакин, I980).

При анализе элементов связи использовались коэффициенты корреляции Пирсона, частные величины которых имеют ограниченное общебиологическое значение, поэтому во всех случаях исследовалась, как наиболее рациональная, система корреляционных связей (Шмальгаузен, I969; Кендалл и др.,I973; Шмидт,

Таблица 3

Органогенетические параметры

Условные обозначения	Параметр
	Субапикальная почка
ПА	Длина листа (I3)
ПВ	Ширина листа (I4)
ПК	Коэффициент удлиненности (I5)
	Медиальная почка
ША	Длина листа (I6)
ШВ	Ширина листа (I7)
ШК	Коэффициент удлиненности (I8)
	Формирующийся побег
ОАА	Длина листа (I9)
ОАВ	Ширина листа (20)
ОАК	Коэффициент удлиненности (2I)
ОВА	Длина листа (22)
ОВВ	Ширина листа (23)
ОВК	Коэффициент удлиненности (24)
ОУ	Количество узлов (25)
ОД	Длина побега (26)
	Онтогенез
АД	Диаметр цветка (27)
АА	Длина пыльника (28)
АВ	Ширина пыльника (29)
АПА	Длина пестика (30)
АПВ	Ширина столбика пестика (3I)

I979). Эффективность использования одномерных статистических методов в биологических исследованиях имеет методологические ограничения и может привести к существенным искажениям при анализе комплексных объектов (Лиепа, I978; Гроссман и др., I983). В связи с этим основным средством обработки эмпирических данных в настоящей работе является метод главных осей факторного анализа (Лиепа, I980). Используемый на начальных этапах исследования (Кузьмин, I982) центроидный способ (Лоули, Максвелл, I967) удобен для первичных аппроксимаций, но менее точен. Матрицы начальной информации обрабатывались по программе факторного анализа, составленной на кафедре ботаники Латвийского государственного университета. Счетные процедуры проводились на ЭВМ ЕС-I022 в вычислительном центре Кольского филиала АН СССР.

Логическая структура

Для решения задач целостного морфогенеза побега сбор экспериментального материала спланирован таким образом, чтобы причинно-следственная цепь исследуемых объектов была представлена в относительно законченном виде и имела характерные пространственные и функциональные описания. Исследуемая в настоящей работе область динамической морфологии подразделяется на две составные взаимозависимые части: фолиогенез (образование листьев) трех типов почек и онтогенез (образование цветочных органов). С точки зрения анализа формирования пространственных структур растительного организма совокупное изучение

развития листовых и генеративных органов представляет собой общетеоретический интерес для разработки проблемы целостности в ботанических исследованиях (Мауринь и др., 1980). Дихотомия фолиоонтогенеза может быть расширена относительно экологических условий, так как лист растения обладает наибольшими приспособительными возможностями к условиям местообитания (Кочетова, Кочетов, 1982). Плотность морфогенетических событий (Козырев, 1982; Мауринь, 1982) для цветочных органов и листьев имеет существенные различия, и хотя этим двум процессам присуща собственная логика развития (Любищев, 1982), автономное формообразование целесообразно исследовать на примере онтогенеза. Помимо этого, внутреннее развитие почек рассматривается на нескольких типах, что позволяет осуществить системный подход, при многомерной реализации которого получаются более полные и естественные описания изучаемых объектов (Баранцев, 1982). Морфогенетическая политомия перечисленных аспектов образует целостную картину выявленной структуры, которой в данном случае является побег древесного растения и его местообитание (Шмальгаузен, 1983). Организационное ядро проведения исследований представлено на рис.1.

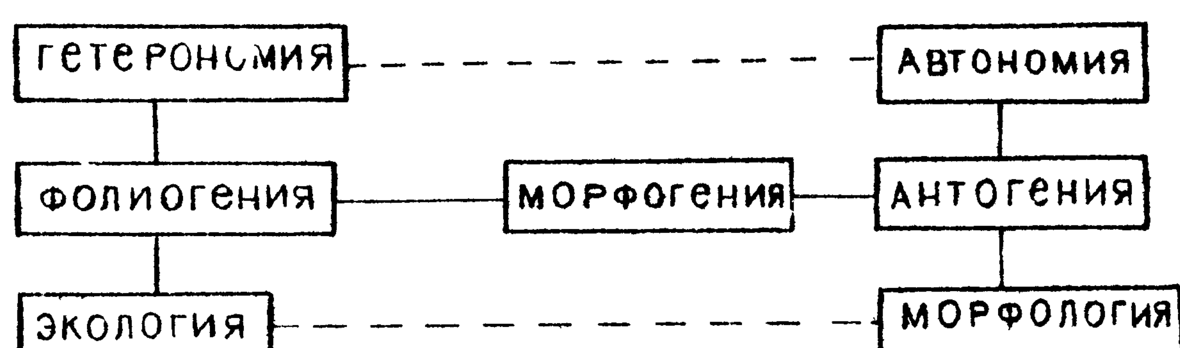


Рис.1. Структура политомической системы исследования.
——— основные направления; – – – – второстепенные.

Взаимоотношения обозначенных блоков (элементов схемы) могут рассматриваться в адаптивном плане и детализироваться при более подробном анализе, который планируется как расширение указанных элементов (рис.1).

При проведении комплексного исследования особо важное значение имеют средства и методы количественного решения поставленных задач, выявления системы, ее описания и механизмов достижения цели (Макаров и др., 1980). Эффективность использования многомерного подхода так же, как и моделирования, зависит от правильности априорных теоретических соображений и выбора адекватного пространства параметров, которое в нужной степени характеризует исследуемый объект. Использование современных вычислительных средств и математических методов в биологических интерпретациях отвечает требованию рациональности, значительно усиливает методологические возможности и снижает долю долговременных трудоемких экспериментов. Живые системы реагируют на комплексное воздействие внешней среды не линейно, а с учетом накопленной многолетней информации, следовательно, при анализе взаимодействия указанного типа наиболее полные характеристики могут быть получены многомерными методами. Кроме того, в условиях живой природы внешние факторы меняются одновременно и взаимосвязанно, что делает невозможным использование принципа "одного фактора" (Лиепа, 1973; Лиепа и др., 1973, 1975 а, б, 1978).

Приведенные выше положения были приняты за теоретическую основу планирования исследовательской работы и выбор основного приема обработки эмпирической информации - метод главных осей факторного анализа, который позволяет оптимально решать перечисленные ранее задачи (Лиепа, 1980). Дополнительным преимуществом выбранного способа является возможность использования элементов корреляционного анализа. Наряду с этим, в зависимости от способа задания мат-

риц начальной информации, при полном заполнении столбцов и строк в каждой временной точке возможно комбинирование интегрального и дифференцированного подходов.

Глава 3. ФОЛИОГЕНЕЗ

Фолиогенез в субарктических условиях

Анализ листовой пластинки в течение периода активного роста проводился по комплексу параметров (табл.2) на объектах I-I0, представленных в табл.I. Эмпирическая информация собиралась с интродуцированных и аутохтонных образцов; I-4 варианты исследовались в 1980-1983 гг.; 5 вариант - 1980 г.; 6 вариант - 1981, 1983 гг.; 7 вариант - 1981-1983 гг.; 8-9 варианты - 1981 г. 10 вариант - 1983 г. Подборка изучаемых растений проводилась с учетом возможности сравнительного анализа интродуцированных аутохтонных видов.

Общая временная характеристика

Сезонная динамика развития параметров характеризующих листовую пластинку, представлена на рисунках 2-8, номера исследуемых показателей указаны, согласно табл.2. Данные приведены к логарифмическому виду по натуральному логарифму (lnx), что позволяет нивелировать числовую разноразмерность, выровнять графики и нанести информацию в пределах одной системы координат для каждого варианта (Тьюки, 1981).

В общем виде анализируемые кривые имеют сходную конфигурацию по годам для интродуцированных растений, за исключением некоторых количественных характеристик, и существенным образом различаются по вегетационным сезонам в пределах одного варианта (рис.2-5). Выявленная тенденция позволяет сделать заключение об определяющем воздействии погодных условий на характер линейных процессов фолиогенетического развития. Величины, используемые для описания морфогенеза листа, существенно различаются не только по абсолютным значениям, но и характеру вариабельности. Наиболее изменчивыми параметрами являются пространственные - двухмерные (9), трехмерные (10) и весовые (4, 6), что согласуется с данными И.Лонга (1982), полученными на организмах и отдельных органах млекопитающих. Следовательно, максимальная вариационная изменчивость, присущая геометрическим и весовым параметрам живых организмов, имеет общебиологическое значение. Меньший разброс характерен для длины (I) и ширины (2) листовой пластинки; остальные показатели имеют незначительную изменчивость. Вариабельность отдельных размеров имеет существенное значение при формообразовании и может в значительной степени повлиять на всю параметрическую систему (Кузьмин, 1982а). Положение становится еще более актуальным при наличии высоких корреляций, которые будут рассмотрены в последующих главах (Лонг, 1982).

Относительно графических кривых аутохтонных видов (7, 8, 9) можно заключить, что их сходство по образцам внутри одного сезона (рис.7, 8 а, б)

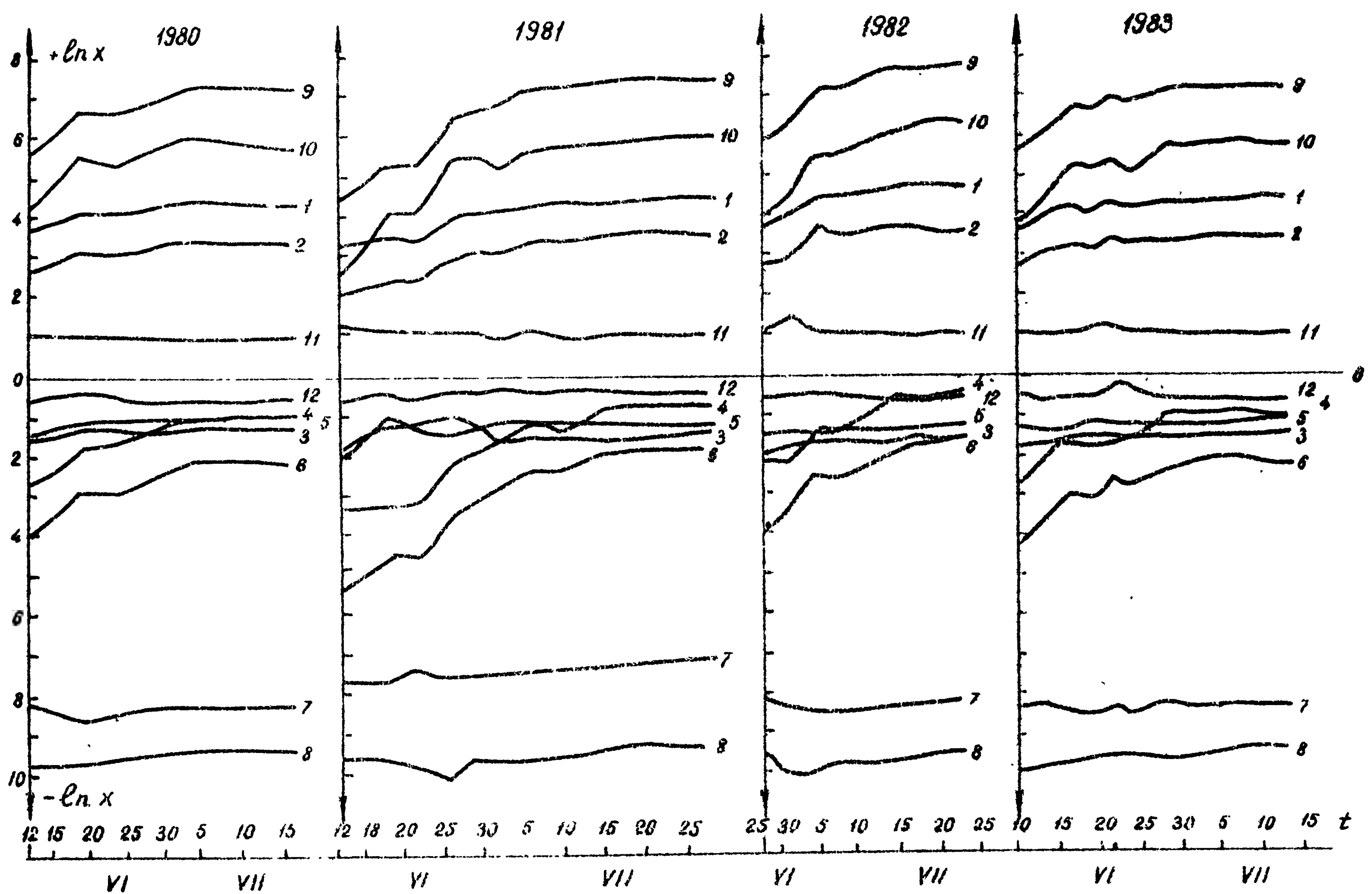


Рис.2. Динамика фолиогенетических параметров.
Межсезонные градации отмечены вертикальными линиями, по шкале времени I мм соответствует дню.
Syringa villosa (1).

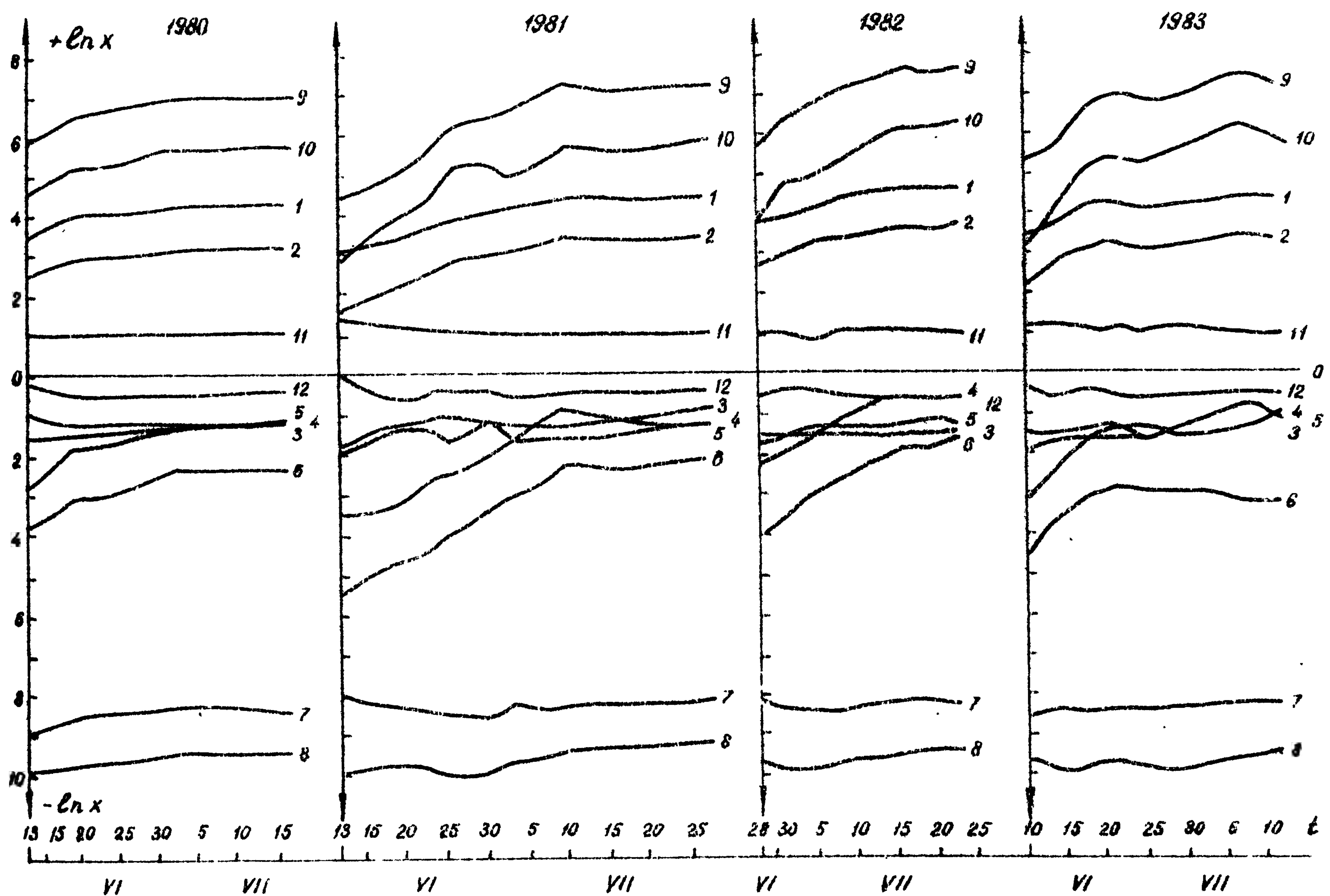


Рис.3. Динамика фолиогенетических параметров.
Syringa sweginzowii (2).

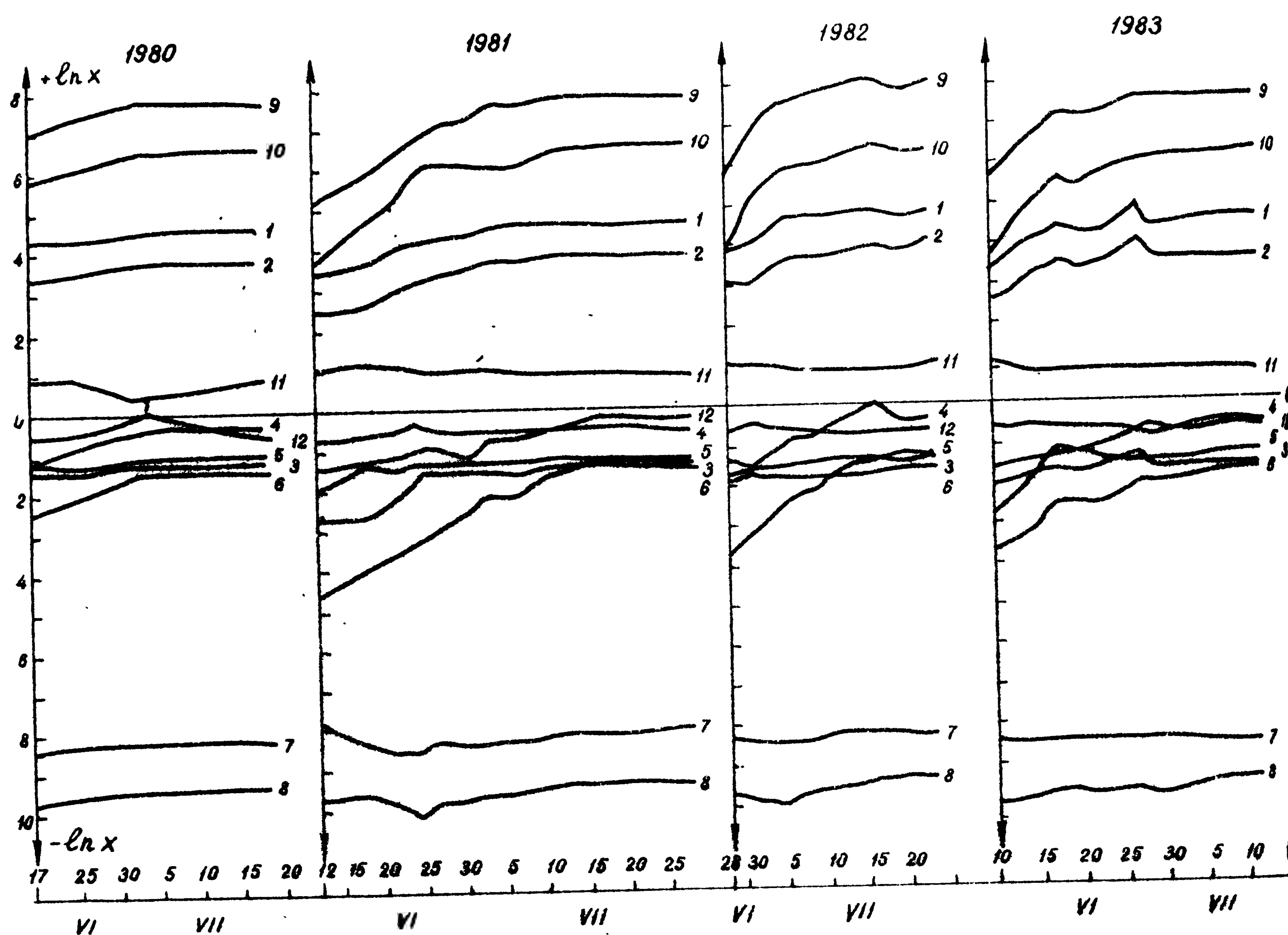


Рис.4. Динамика фолиогенетических параметров Syringa josikaea (3).

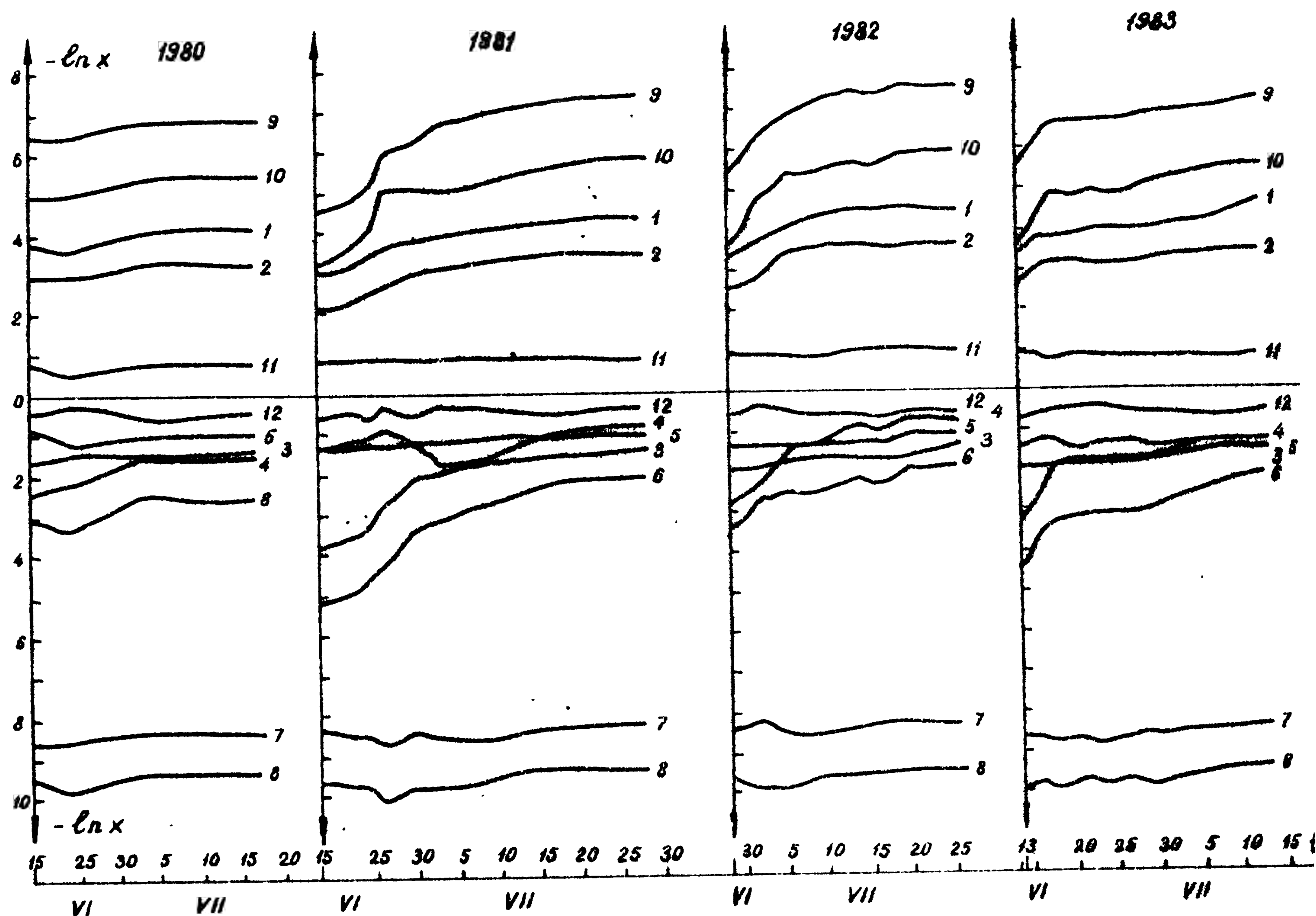


Рис.5. Динамика фолиогенетических параметров Syringa josikaea (4).

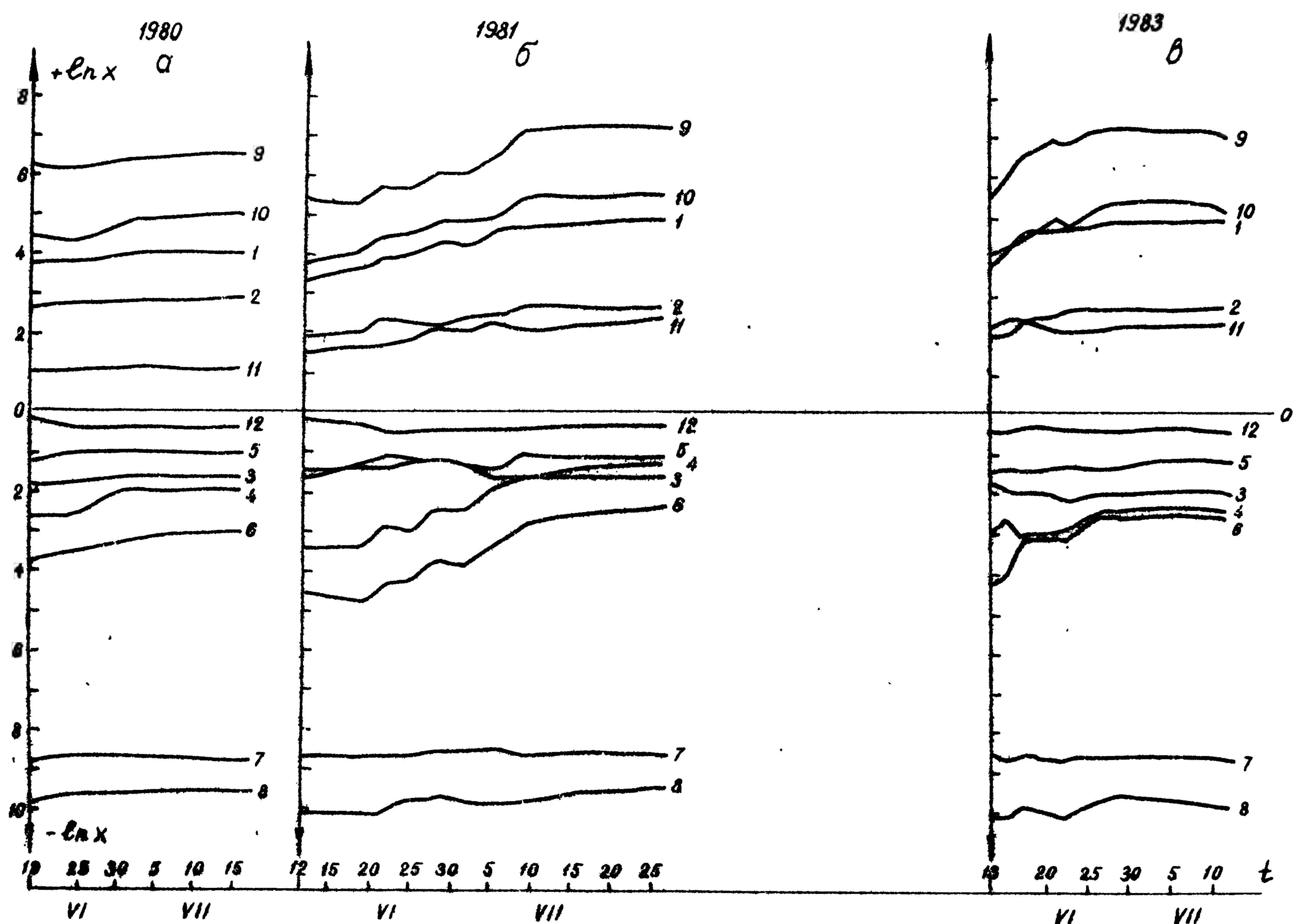


Рис.6. Динамика фолиогенетических параметров.
а – Sorbus gorodkovii (5); б – Salix schwerini (6).

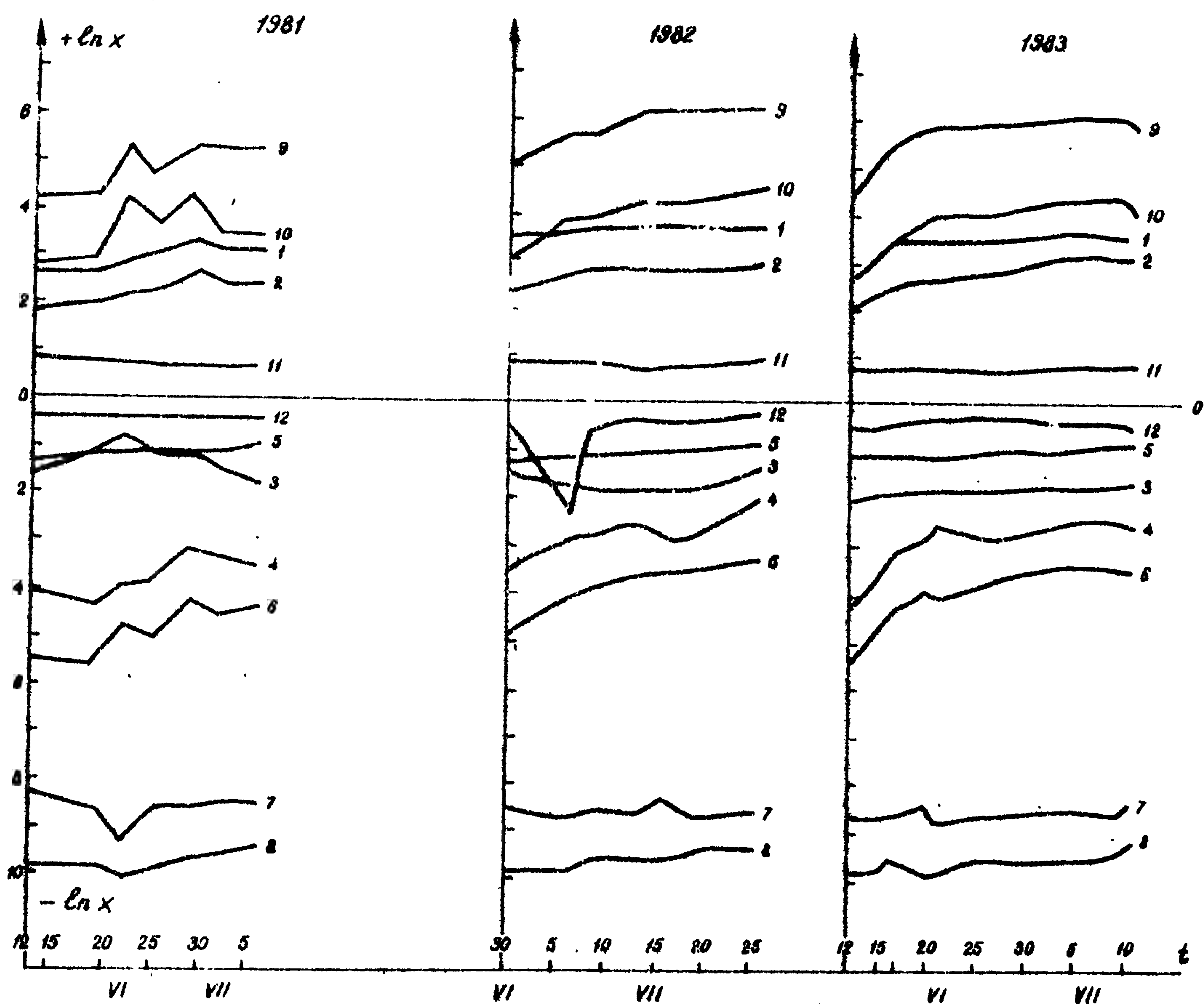


Рис.7. Динамика фолиогенетических параметров
Salix phylicifolia (7).

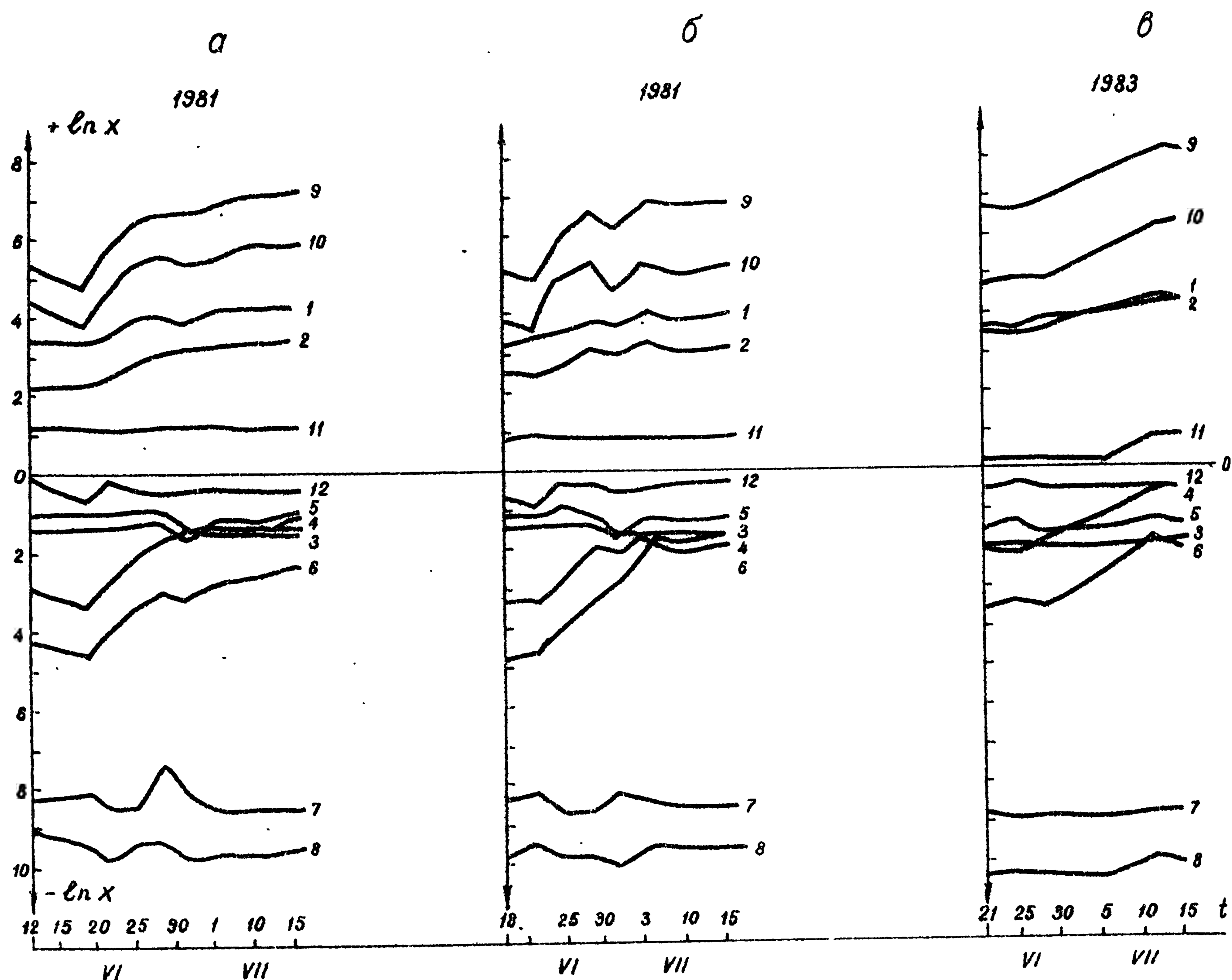


Рис.8. Динамика фолиогенетических параметров.

а – Salix caprea (8); б – Salix borealis (9); в – Tilia cordata (10).

и между сезонами (рис.7) не наблюдается. По-видимому, это объясняется разной экологической специализацией анализируемых местных ив и как следствие - неоднозначной реакцией на аналогичные погодные колебания. Возможно, существенную роль играет приспособленность к условиям субарктического климата и большая, по сравнению с интродуцентами, лабильность к факторам окружающей среды. Параметрический ход развития интродуцированной Salix schwerini (рис.6 б) в большей степени сходен с расположением графиков роста пластинки листа сирени по годам и похож на Salix phylicifolia в 1983 г. (рис.7).

Таким образом, ива Шверина по характеру роста занимает промежуточное положение, так как географически является интродуцентом, а относится к роду Salix. В общем виде динамика листового развития Sorbus gorodkovii имеет сходство с интродуцированными видами (рис.6 а). Можно предположить, что указанный объект по степени лабильности занимает промежуточное положение между аутохтонными и интродуцированными видами. Во всех случаях погодные условия вегетационного сезона являются мощным синхронизирующим фактором в развитии листовой пластинки древесных растений. Реакция интродуцированных видов на уровне сингулярного временного рассмотрения характеризуется большим сходством, чем аутохтонных, которые специализированы к климатическому и экологическому комплексу.

Учитывая порядковые значения фолиогенетических параметров, их можно разделить на три размерных числовых уровня для всех вариантов и сроков: первый уровень - 9, 10, 1, 2, 11; второй уровень - 12, 4, 5, 3, 6; третий уровень - 7, 8 (рис.2-5). Для листа эти сезонные кривые являются онтогенетическими, но не приобретают статус нового уровня в смысле оригинальной классификации, предложенной Л.В.Белоусовым (1983). При условии рассмотрения не характерных времен процесса, а размерных значений признаков, учитывая релятивность выделения уровней, постулаты Л.В.Белоусова могут быть применимы и в данном случае. Отдельные параметры в пределах определяемой иерархии могут рассматриваться как ее элементы. Дальнейшее рассмотрение полученных динамических кривых будет проводиться по принципу сопоставления форм развития обозначенных уровней и внутри по траекториям конкретных параметров. В этом аспекте первый выделенный уровень является относительно стабильным для всех исследуемых растений и сохраняет размерную структуру на всем протяжении. Исключение составляет Salix schwerini (рис.6 б), характеристики которой, группируясь (10, 1) и (11, 12), образуют подуровни. В меньшей степени это присуще Tilia cordata (рис.8 б).

На ранних этапах в пределах первого размерного уровня наблюдается пересечение параметрических кривых (длина и объем) у сирени мохнатой (рис.2) и сирени Звегинцова (рис.3), по данным 1981 г., и ивы филиколистной (рис.7) в 1983 г. В остальных случаях весьма часто можно заметить ситуации совмещения этих линий на начальных стадиях фолиогенеза. Общей тенденцией для первого уровня является расхождение показателей по величине от первой возрастной ступени интенсивного роста до последней. Сравнительно с общим направлением верхних графиков коэффициент удлиненности не проявляет значимых временных изменений и представлен кривой с незначительными колебаниями.

Второй размерный уровень структурно является более сложным, колебательным с частыми, но незначительными по величине амплитудами. Величины, формирующие его, могут объединяться в два типа: (4 и 6) близки по интенсивности к высокоуровневым параметрам, а также (12, 5, 3) осцилляционного типа с невыраженным временным трендом, причем (12 и 5) параметры по виду аналогичны коэффициенту удлиненности и в совокупности с ним могут быть определены как пропорциональные. Следовательно, эти величины являются более константными на протяжении роста листа. В общем виде второй размерный уровень характеризуется явлением сходимости составляющих его величин. В целом можно заключить, что аутохтонные виды имеют значительно меньше пересечений параметрических кривых, это также относится к интродуцированной иве Шверина. Исключение составляет существенное падение по величине коэффициента заполнения поверхности у ивы филиколистной 6 июня 1982 г., что может быть охарактеризовано как аномальное явление (рис.7). Следует отметить, что пересечение шестой характеристики фиксируется только в трех случаях: 3 вариант - 1981, 1982 гг. (рис.4) и 10 вариант - 1983 г. (рис.8); в остальных - иногда отмечается сходимость. Приведенное в тексте датирование является относительным по причине интервального сбора материала.

Третий размерный уровень определяется как наиболее простой в количественном и структурном плане; сюда относится поверхностная плотность на сырую и сухую массу. Это наиболее незначительные по размеру величины, которые располагаются в нижней части порядковой графической системы листа и пересечений друг с другом не образуют. Легко заметить, что амплитуды колебаний указанных величин у интродуцированных растений значительно меньше, чем у аутохтонных видов. Поверхностные плотности имеют тесную корреляцию с интен-

сивностью фотосинтеза (Dornhoff, Shibles , 1970 - цит. по Тамму, Россу, 1980). Следовательно, фотосинтетическая деятельность интродуцентов более стабильна по своему характеру в течение сезона.

Предложенная классификация графически изображенных параметров во временном аспекте главным образом основывается на трех принципах: размерности, интенсивности, специфичности. Под последней подразумевается не только характер самой кривой, но и ее онтогенетический тренд. Наиболее полно каждый показатель может быть охарактеризован при использовании указанного триадного комплекса. Параметрическая классификация и соотносительное рассмотрение динамических кривых уже на начальных этапах анализа графически трансформированной эмпирической информации позволяет обнаружить пропорциональность или диспропорциональность в развитии исследуемого объекта, используя феномен изменения порядка величины. Кроме того, можно выявить наиболее информативные точки во времени, которые в дальнейшем можно рационально подвергнуть более интенсивному анализу. Следует отметить, что для интродуцированных видов сирени и липы диспропорциональность является весьма характерной. В результате сопоставления геометрических параметров листа сирени в пределах естественного ареала по флористическим диагнозам и в условиях Кольского полуострова было обнаружено, что в последнем случае листовая пластинка формируется инфантильной (Кузьмин, 1982а).

Период продолжительности экзогенного роста листа варьирует от сезона к сезону, аналогичная картина наблюдается в достижении конечных размеров. Так, у сирени мохнатой (I) интервал роста составил 2I, 34, 25, 26 дней, при этом окончательная длина имела значения 8I, 85, I07, 84 мм; ширина - 3I, 33, 40, 32 мм за 1980-1983 гг. В аналогичном порядке для сирени Звегинцова: 20, 46, 25, 26 дней; длина - 73, 8I, I03, 87 мм; ширина - 25, 28, 38, 33 мм. Сирень венгерская (3): I4, 35, 25, I7 дней; длина - 99, I06, I22, I53 мм; ширина - 42, 44, 66, 55 мм. Сирень венгерская (4): I4, 29, 2I, 29 дней; длина - 62, 75, 99, 77 мм; ширина - 27, 3I, 37, 32 мм. Ива Шверина исследовалась в 198I, 1983 гг.; приводим данные, сохраняя предыдущий порядок: 45, 28 дней; длина - I33, I35 мм; ширина - I3, I5 мм. Для сравнения представляем адекватные результаты для аутохтонного вида, ивы филиколистной за 198I-1983 гг.: I7, 26, 22 дня; длина - 26, 4I, 38 мм; ширина - I3, I8, 24 мм. Во всех случаях рост определялся как процесс необратимого изменения размеров (Уоринг, Филлипс, 1984), а его окончание фиксировалось по сроку достижения максимальных размеров длины и ширины листовой пластинки, который совпадал практически всегда, за исключением 1983 г. у 6 варианта. Согласно приведенным численным характеристикам, наибольшая продолжительность роста листа наблюдалась в 198I г. у всех интродуцентов, у ивы филиколистной - в 1982. Во всех случаях, кроме третьего варианта (по длине), максимальные линейные размеры достигались в 1982 г. I и 2 параметры у Salix schwerini фактически одинаковые в 198I, 1983 гг., хотя периоды роста листовой пластинки различаются на I7 дней.

Следовательно, исходя из вышеприведенных аналитических данных, величина листа не зависит от продолжительности общего периода экзогенного роста в данном вегетационном сезоне. Вероятно, в этом случае решающее значение имеет характер погодных показателей, их комбинаторика и собственная онтогенетическая цикличность растительного организма. Относительное постоянство во всех сезонах проявляет общий коэффициент удлиненности. Следует отметить, что этот параметр, рассчитанный по максимальным значениям длины и ширины, варьирует в различные сезоны больше, чем вычисленный по окончательным величинам, которые определялись в завершении анализа. Можно предположить, что

коэффициент удлиненности определяется главным образом эндогенными причинами, возможно, генетическими, так как наибольшее его сходство наблюдается между родственными сиренями (3 и 4 варианты). После достижения максимальных размеров наблюдается сжимание листовой пластинки, об этом указывал Н.П.Кренке (1940), что приводит к выравниванию 12 показателя, площади и определяется по снижению кривых на графиках. Окончательный коэффициент удлиненности во всех сезонах близок у 1, 2, 4 вариантов (первая группа) и значительно изменяется по годам для 3, 6, 7 вариантов (вторая группа). Величины коэффициентов удлиненности по вегетационным сезонам представлены в табл.4. Как было показано ранее (Кузьмин, 1982а), больший по величине коэффициент удлиненности соответствует меньшему вызреванию листа.

Таким образом, правомочно отметить, что степень зрелости весьма стабильна у первой выделенной группы и изменчива в различные сезоны у второй. Следовательно, можно считать естественным явление неодинаковой стадии зрелости по годам, которое определено у аутохтонного вида – ивы филиколистной. Для образцов сирени венгерской (3 и 4) наблюдается сходство рассматриваемых коэффициентов, но в условиях 1982 г. у третьего варианта одиннадцатый параметр минимален, а четвертый – максимален, что интерпретируется как неоднозначная реакция на аналогичные погодные условия.

Таблица 4

Сезонные коэффициенты удлиненности

Вариант	Максимальный				Окончательный				Интервал	
	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.		
1	2.6	2.6	2.7	2.6	2.7	2.7	2.7	2.6	0.1	0.1
2	2.9	2.9	2.7	2.6	3.0	2.9	2.7	2.7	0.3	0.3
3	2.4	2.4	1.9	2.7	2.3	2.4	1.9	2.4	0.8	0.5
4	2.3	2.4	2.7	2.4	2.3	2.4	2.5	2.4	0.4	0.2
6	–	10.2	–	9.0	–	10.2	–	9.0	1.2	1.2
7	–	2.0	2.3	1.6	–	2.1	2.3	2.4	0.7	0.3

Совокупность объектов исследования можно разделить на две группы: первая – достигающие одинаковой степени зрелости по сезонам Syringa villosa, Syringa sweginzowii, Syringa josikaea (4), Salix schwerini (хронологически стабильные); вторая – зрелость которых значительно варьирует, Syringa josikaea (3), Salix phylicifolia (хронологически лабильные).

Более высокие абсолютные значения коэффициента удлиненности у ивы Шверина при пересчете на длину листа позволяют определить несущественные диапазоны варьирования, что дает основание отнести указанный объект к объединению первой группы. По фенологическим оценкам хронологически стабильные варианты имеют наиболее высокие показатели адаптивности.

Динамическая характеристика связей

Корреляционные закономерности имеют исключительно важное значение в процессе морфогенеза растительного организма и, образуя цепочки прямой и обратной связи, приводят к образованию тел заданной геометрической формы. Взаимозависимости определяют правильность топографических, объемных, структурных и функциональных соотношений (Шмальгаузен, 1983). Комплекс морфогенетических связей характеризуется быстрыми перестройками и широким разнообра-

зием, особенно при параметрическом подходе, что имеет непосредственное отношение к проблемам целостности и устойчивости (Кузьмин, 1983 а). В настоящее время примеры корреляционных исследований носят единичный и второстепенный характер (Зайцев, 1983). Частные корреляции между парами признаков имеют ограниченное общебиологическое значение, так как, констатируя наличие зависимости, не являются характеристикой причинно-следственных отношений (Синнот, 1963; Кендалл, Стьюарт, 1973; Шмидт, 1979). Наибольшую информативность при анализе связей можно получить в процессе роста (Синнот, 1963), учитывая это, исследование связей проводилось по комплексу параметров в период интенсивного фолиогенеза.

Эмпирический материал для корреляционного анализа собирался в 1982 г. по 1-4, 7 и в 1983 г. по 1-4, 6, 7, 10 вариантам исследования в соответствии с нумерацией объектов табл.1. Коэффициенты корреляции Пирсона между всеми фолиогенетическими параметрами рассчитывались в каждой временной точке. Таким образом, можно проследить картину изменения связей в динамике на временном отрезке активного роста листа.

Интегральное описание корреляций

В обобщенном виде характеристика связей проводилась на основе корреляционной плотности (П) и расходимости (Р), которые рассчитывались как средние арифметические величины положительных и отрицательных коэффициентов. Результаты обработанных таким образом корреляционных матриц графически представлены на рисунках 9-14, где ось абсцисс является временной, а ординат в положительной части соответствует плотности, в отрицательной - расходимости.

Полученные П- и Р-кривые в некоторых случаях проявляют свойство симметричности относительно друг-друга (рис.9б, 10а, б, 11а). При колебании величин положительных корреляций соответственно изменяются значения отрицательных по абсолютной величине. Это явление наиболее сильно проявляется по результатам 1982 г.; в 1983 г. отмечается только частичная симметрия на отдельных отрезках сравниваемых кривых (рис.12 а, 13 а, б). Можно определить, что симметрия плотности и расходимости зависит от временных и метеорологических условий вегетационного сезона, которые существенно различаются в 1982 и 1983 гг. Относительно низкая среднесуточная температура воздуха, по данным агрометеостанции "Апатиты", в июне 1982 г. (среднемесячная - 5.6°С) обусловила позднее начало вегетационного сезона и симметричность П- и Р-кривых. Более комфортные условия, июнь 1983 г. (среднемесячная - 9.9°С), способствовали благоприятному прохождению фолиогенеза, что отразилось на уменьшении сопряженности положительных и отрицательных линий связи.

Следовательно, симметрия корреляционных кривых плотности и расходимости является показателем неблагоприятных условий роста. Наиболее асимметричные П- и Р-кривые у *Syringa villosa* (рис.9 а, 11 б), имеющей наивысший балл адаптивности по многолетним фенологическим данным, что свидетельствует о высокой пластичности указанного объекта. Соотношение плотности и расходимости предполагает наличие относительного корреляционного баланса. Подтверждением этого является совпадение положительных и отрицательных корреляций среднесезонных величин П и Р по абсолютной величине у всех вариантов (табл.5).

Таблица 5

Соотношение плотности и расходимости

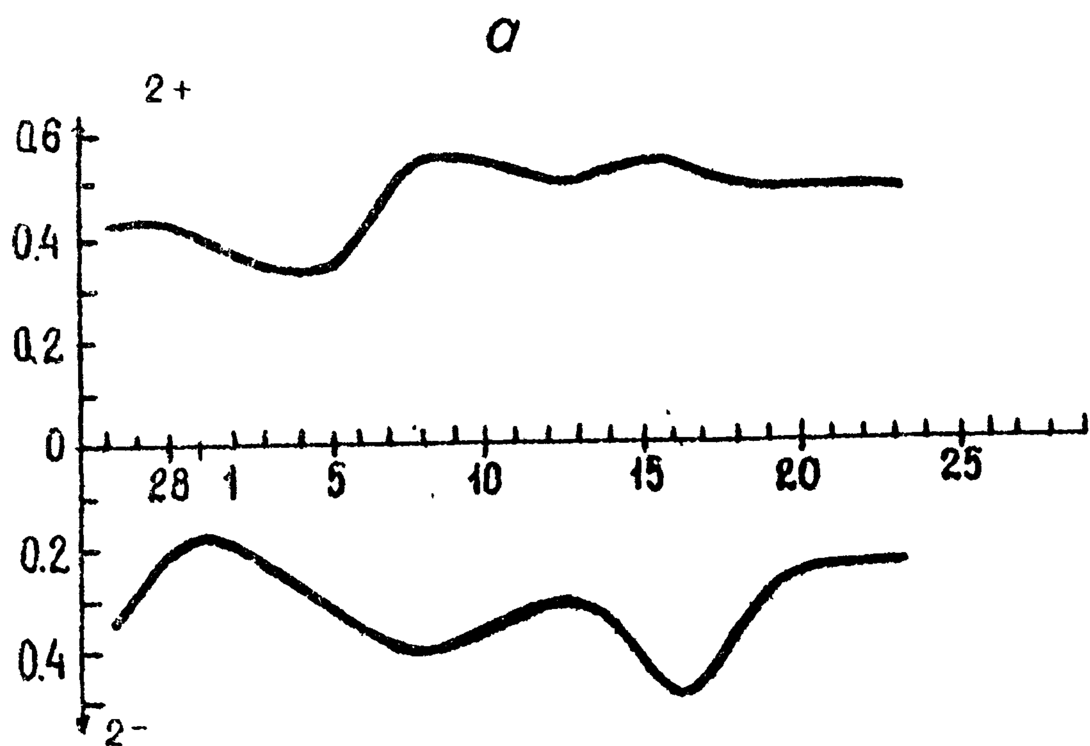
Вариант	Показатель	1982 г.		1983 г.	
		корреляция	вариация	корреляция	вариация
I	П	0.47	I5	0.6I	8
	Р	0.32	3I	0.38	2I
2	П	0.59	I7	0.66	9
	Р	0.36	22	0.43	2I
3	П	0.55	22	0.58	I7
	Р	0.38	37	0.42	2I
4	П	0.5I	I8	0.59	I2
	Р	0.38	29	0.44	9
7	П	0.53	I9	0.55	I6
	Р	0.27	30	0.30	27

ПРИМЕЧАНИЕ. П - плотность; Р - расходимость.

В целом абсолютные значения плотности и расходимости в I983 г. больше, что может быть интерпретировано как выражение более широкой корреляционной амплитуды по сравнению с I982 г. Оценивая вариационные изменения плотности и расходимости в течение периода роста листа, можно констатировать, что коэффициенты вариации больше по значению для всех сравниваемых вариантов исследования в сезон I982 г. Это можно определить, как состояние меньшей корреляционной структурности для всего периода роста листа, в течение которого происходило изменение связей. Аутохтонный вид Salix phylicifolia имеет близкие значения П и Р при соответствующих им коэффициентах вариации от сезона к сезону; следовательно, сохраняет структуру связей в общей форме. Значительно по корреляционным кривым отличается Tilia cordata, которая в условиях Субарктики имеет кустарниковую жизненную форму (рис.I4 б). В данном случае наблюдается высокая стабильность значений корреляционной плотности и расходимости, что свидетельствует о консервативной параметрической корреляционной структуре и низкой пластичности липы мелколистной. Липа мелколистная имеет наименьшие значения Р и П.

Все представленные графики позволяют сделать заключение о высокой специфичности анализируемых корреляций для каждого варианта и вегетационного сезона даже в обобщенном виде, что не позволяет провести группировку совокупности объектов, основываясь на изучении связей. Общими закономерностями, обусловливающими адаптивность, являются взаимозависимости между плотностью и расходимостью, величина корреляционной амплитуды и вариабельность П- и Р-показателей, которые в комплексе определяют пластичность и сохранение структуры связи листа.

Сопоставляя динамику фолиогенетических параметров (рис.2-8) с соответствующими коррелограммами за I982, I983 гг. (рис.9-I4), можно заметить, что отрезки наиболее интенсивного роста листа совпадают с увеличением корреляций. Максимально активный рост наблюдается при совпадении увеличения плотности и расходимости. Отсутствие явного сходства корреляционных временных функций между исследуемыми объектами интерпретируется как специфичность реакции на погодные условия и наличие индивидуальных ритмологических качеств.



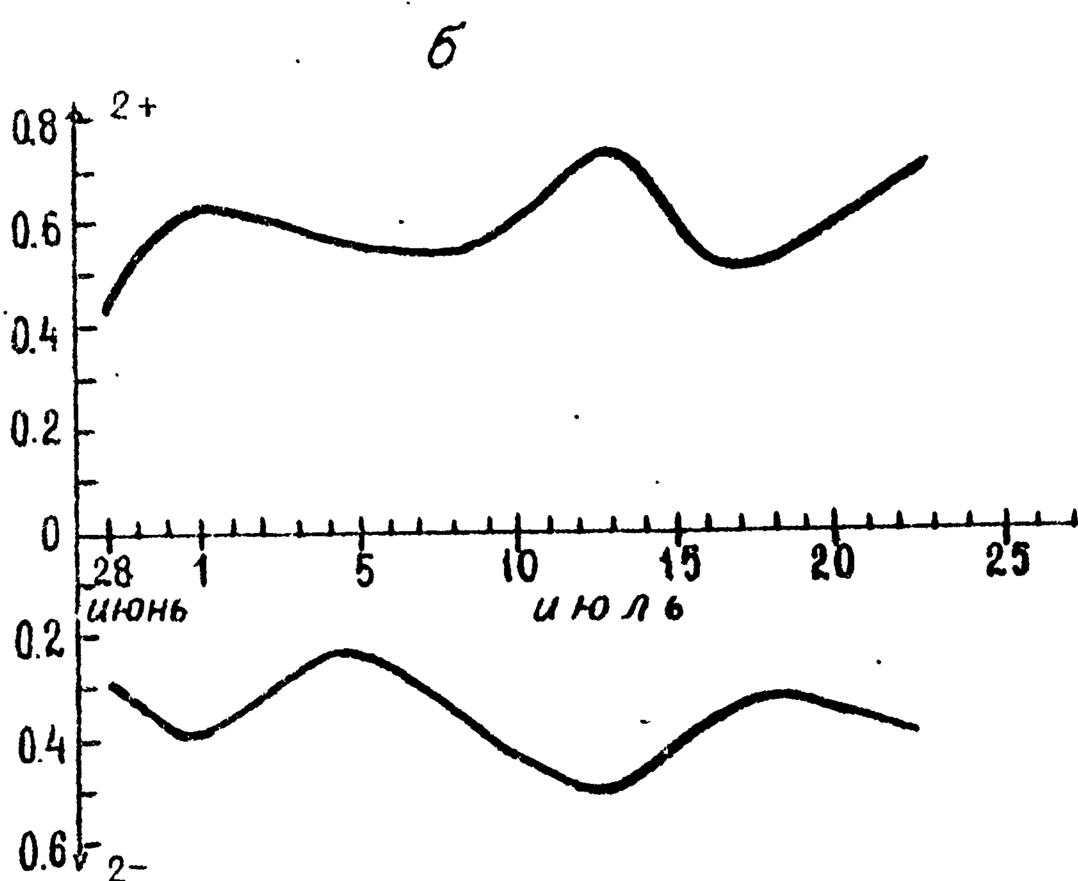


Рис.9. Динамика корреляционных параметров.

а -Syringa villosa (1); б - Syringa sweginzowii (2).

Орбитальные системы корреляций

Интегральные корреляционные характеристики позволяют проанализировать динамику параметрических связей в общем виде по абсолютным величинам, но не дают представления о структуре взаимозависимостей в каждой временной точке и механизмах перестройки. В целях более подробного описания сопряженности фолиогенетических показателей были составлены их детальные графические отображения.

Орбитальные системы корреляций строились по принципу трех окружностей, внутренняя представляет собой единичные положительные, средняя – нулевые и внешняя-единичные отрицательные значения коэффициентов корреляции. Радиусы от +I до –I являются масштабными шкалами абсолютных значений указанных характеристик связи и разделяют круг на двенадцать секторов (A-L), каждый из которых соответствует определенному параметру (табл.2). Таким образом, для всех фолиогенетических характеристик можно проставить соответствующие значения вычисленных показателей связи и расположить их на подобающем корреляционном координированном месте. На орбитальных графических изображениях движение корреляций выглядит весьма наглядно, усилению плотности соответствует перемещение к центру (корреляционному ядру), расходимость характеризуется в периферийном направлении. Следовательно, данный подход позволяет проследить траекторию перемещения каждого коэффициента корреляционной матрицы по всем уровням без потери информации. Зоны значимых корреляций находятся в периферийной (отрицательные) и центральной (положительные) частях круга. В данном случае орбитальная система корреляций графически демонстрируется на примере сирени венгерской (4) (рис.I5). Остальные примеры корреляционного исследования приводятся в сравнении без графических изображений.

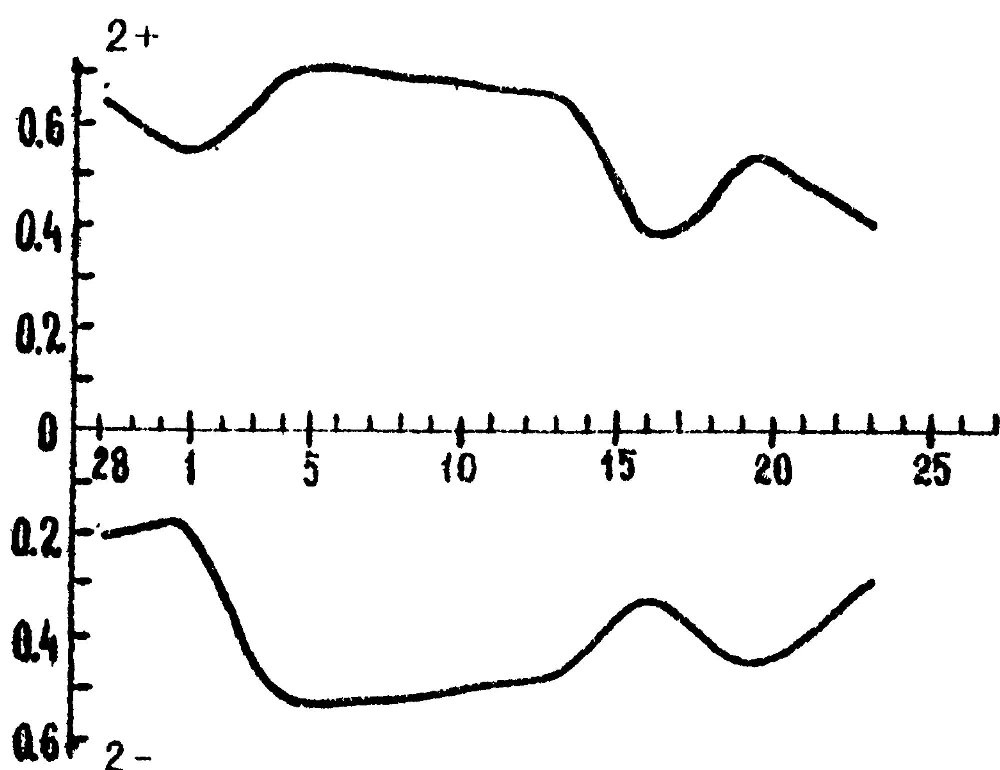
Используя графические изображения орбитальных корреляций, совокупность связей можно разделить на различные по значению элементы. Комплекс параметров классифицируется по следующим критериям: структурные – сохраняющие значимые корреляции на протяжении всего периода; системные – незначимые в отдельных временных точках (менее 50%); сопутствующие – значимые только в отдельных временных точках (менее 50%); несистемные – незначимые на всем протяжении роста листа (Кузьмин, I984). Используя указанные градации, корреляционный комплекс по параметрам разделяется, согласно данным табл.6.

Таблица 6

Корреляционная классификация параметров листа

Вариант	Элементы			
	структурные	системные	сопутствующие	несистемные
		1982 г.		
I	I,5,8,9	2-4;6,7,I0	II,I2	-
2	I,2,4,6,9,I0	3,5,7,8,II	I2	
3	I;6-9	2-5,I0,II	I2	
4	I,2,4,8,9	3,5,7,I0-I2	-	
7	I,2,6,8-I0	3,4,5,7,II,I2	-	-
		1983 г.		
I	I,2,4,6-9	3,5,I0	II,I2	-
2	I-4, 6-I0	5	II,I2	-
3	I,2,4,6,9,I0	3,5,7,8,II	I2	-
4	2-4,6,9,I0	I,5,7,8,II	I2	-
6	I,4,8-I0,I2	2,3,5,6,7,II	-	-
7	I,3,8-I0	2,4,6,7	5,I2	II
I0	I,2,4,7,8-I0	3,5,6	II,I2	-

а



б

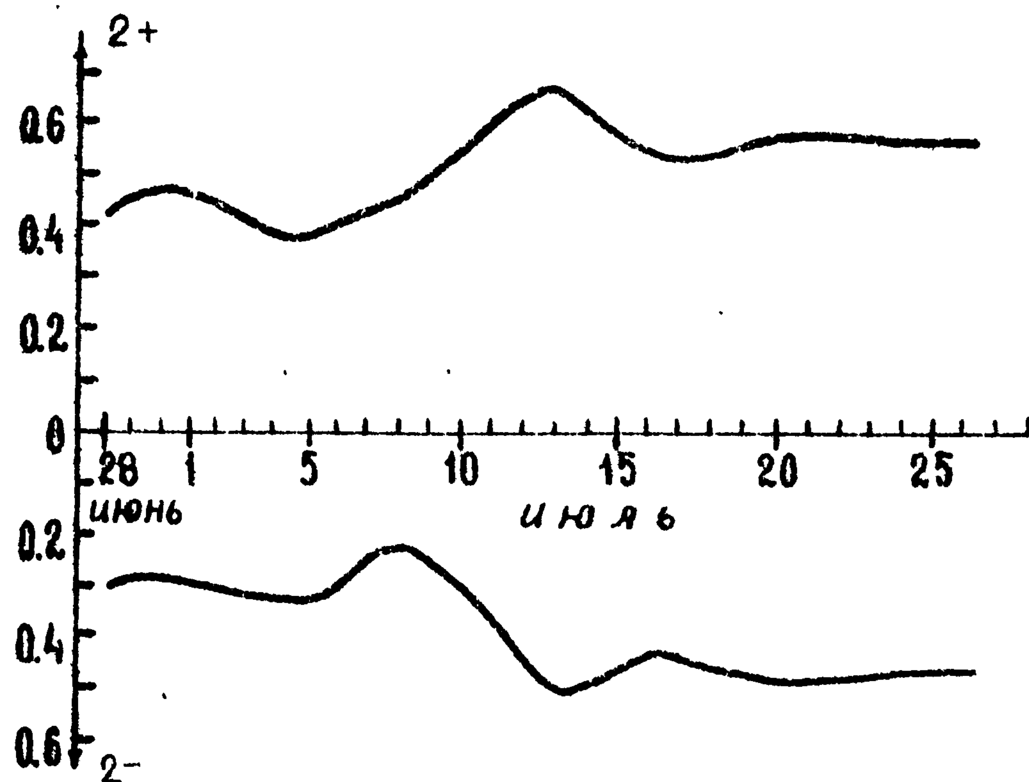


Рис.I0. Динамика корреляционных параметров.

а - Syringa josikaea (3); б - Syringa josikaea (4).

Абсолютно структурными параметрами практически во всех случаях, за исключением 4 варианта (1983 г.), являются I,9 - длина листа и площадь. Все остальные с точки зрения предложенной классификации следует определить как флюктуирующие (Мауринь и др., 1980). Системные элементы распределяются на две неравнозначные по величине группы: коэффициент удлиненности (II) и коэффициент заполнения поверхности (I2) с тенденцией к сопутствующим; остальные перемещаются в направлении структурных. Содержание сухого вещества (5) и поверхностная плотность на сырую массу (7) в подавляющем большинстве случаев являются системными. Коэффициент заполнения поверхности только в одном случае попадает в разряд структурных элементов (1983 г., 6 вариант); аналогично фиксируется несистемный коэффициент удлиненности у аутохтонного вида, ивы филиколистной в 1983 г. Следует отметить, что количество структурных эле-

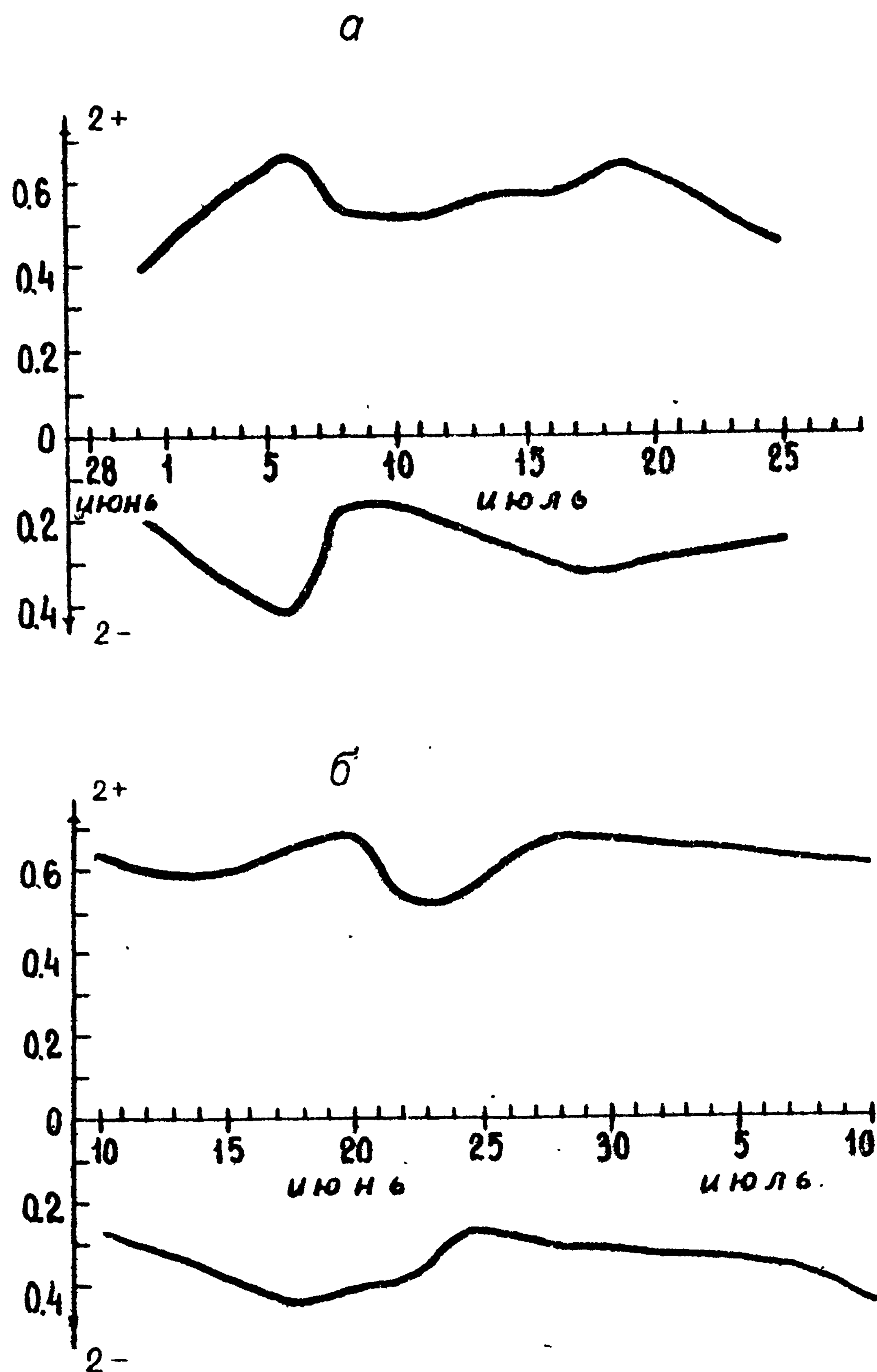


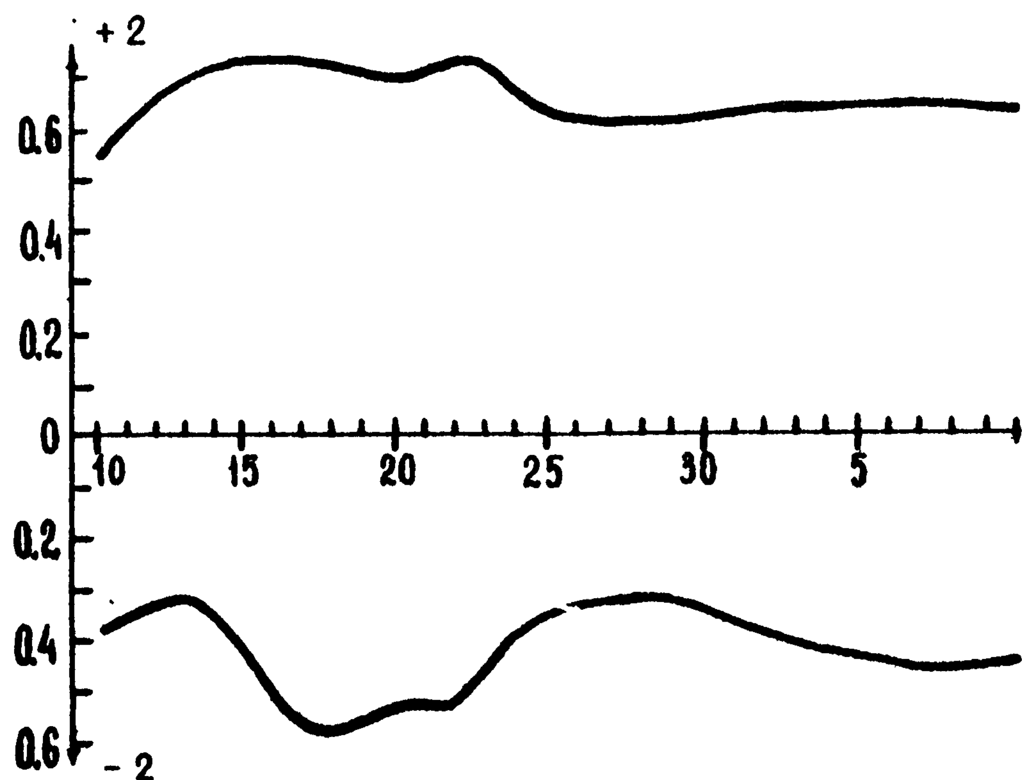
Рис.II. Динамика корреляционных параметров.
а - Salix phylicifolia (7); б - Syringa villosa (1).

ментов увеличивалось в 1983 г., системных - уменьшалось, в 1982 г. наблюдалась противоположная картина. Задержка фолиогенетического развития в 1982 г. значительно сократила период роста листа, который соответствует непродолжительному и относительно благоприятному метеорологическому фону. Нормальный по времени фолиогенез 1983 г. проходил в более разнообразных условиях при отсутствии сдвига по срокам, что приводит к увеличению структурных элементов и вызреванию листа.

Потенциальные возможности к перестройке комплекса связей обусловливаются главным образом системными элементами, которые в благоприятных ситуациях могут переходить в структурные или взаимозаменяться. При этом у высокоадаптивных по фенологическим критериям объектов (I,4 варианты) в неблагоприятные вегетационные сезоны количество структурных элементов существенно уменьшается. Данный эффект имеет исключительно важное значение. При большом количестве значимых корреляций образуется разветвленная цепочка связей, что в случае нарушения одного из ее элементов приводит к серьезным изменениям целостного морфогенеза. Устойчивость обеспечивается уменьшением значимых корреляций, продуктивность - увеличением взаимозависимости параметров. Именно способность к структурологическим перестройкам обеспечивает два важнейших качества успешной адаптации: целостность и надежность.

Возвращаясь к орбитальным корреляциям Syringa josikaea (4) можно отметить, что в нескольких сроках морфогенетического исследования наблюдается значимая связь всех параметров, что в календарной форме соответствует 28 июня, 13 июля, 19 июля 1982 г. В последующем году аналогичных явлений полного комплекса связей не отмечалось. Относительно второго и седьмого вариантов подобное состояние имеет место 13 июля 1982 г., а для Syringa josikaea (3) - 3 - 19 июля 1982 г. По результатам вегетационного сезона 1983 г. явление полной корреляции отмечается значительно реже: 17 июня (3 вариант); 13, 15 июня и II июля - Salix Schwerini. Общий переход в разряд структурных элементов в пределах одного срока не наблюдался у Syringa villosa и Tilia cordat[a]. Используя приведенные выше данные, можно отметить, что устойчивость достигается постоянной пластичностью (I вариант), способностью к перестройкам (4,6 вариант), комбинированием двух первых качеств (7 вариант). Моменты корреляционных пиков являются результатами благоприятного влияния и часто сов-

падают с интенсивным периодом роста, что наблюдалось практически у всех растений 13 июля 1982 г. после повышения среднесуточной температуры воздуха до 16.6°С, а максимальной - до 24.2°С. У сирени венгерской (3 и 4 варианты) 19 июля 1982 г. полный комплекс связей объясняется как последействие повышения температуры 17 и 18 июля (средняя - 22.3°С, 20.2°С; максимальная - 27.8°С, 24.4°С).



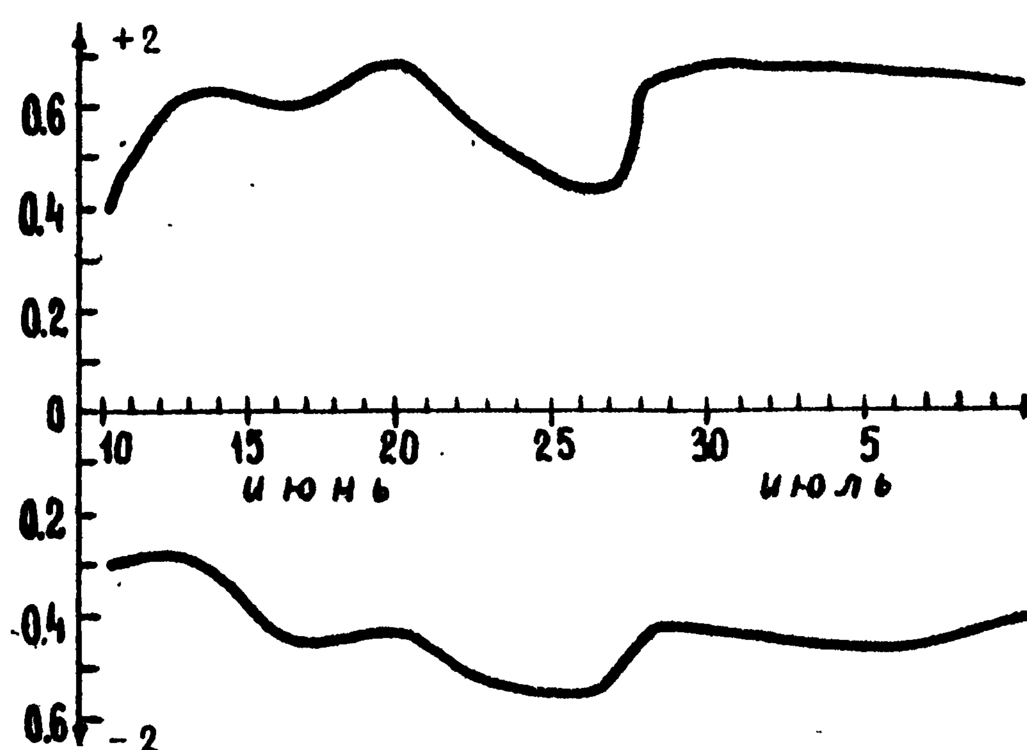


Рис.12. Динамика корреляционных параметров.
а - Syringa sweginzowii; б - Syringa Josikaea (3).

Динамика отрицательных коэффициентов корреляции вносит дополнительную информацию о прохождении фолиогенеза. Полное отсутствие значимых отрицательных значений по всем параметрам, которое отмечается в нескольких случаях, происходит значительно реже полной плотности. Если причины количественного увеличения положительного корреляционного комплекса сходны по своему характеру, то изменение отрицательных значений демонстрирует более разнообразную картину и, по всей видимости, носит подчиненный характер. Значимая расходимость не наблюдается у 1,2,6 вариантов 17 июня 1983 г., что является единственным примером сходства по нескольким исследуемым объектам. Сопоставление с метеорологическими условиями показывает резкое понижение среднесуточной температуры воздуха с 19°С 16 июля до 11.9°С - 17 июля. В остальных случаях расходимость количественно снижается практически везде при высоком числе параметров листа со значимыми положительными корреляциями.

Следовательно, причиной увеличения плотности может являться не только благоприятная погодная ситуация, но и негативная, хотя полного соответствия при этом не наблюдается. Значительное снижение расходимости является признаком неблагоприятного состояния параметрической системы листа. Следуя этому принципу, можно обнаружить календарные даты с отрицательными погодными характеристиками. Таковыми для сирени мохнатой будет 10 июня 1983 г. (снижение средней относительной влажности воздуха с 75 до 50%), сирени Звегинцова - 5 июля 1982 г. (малая продолжительность солнечного сияния - 1.8 ч.), сирени венгерской (3) - 28 июня 1982 г. (снижение минимальной относительной влажности воздуха с 68 до 44%), ивы филиколистной - 8 июля 1982 г. (низкая относительная влажность - 54%). Естественно, что подобные аутэкологические характеристики имеют априорное ориентировочное значение, но в дальнейшем они способствуют рациональной проверке предположений.

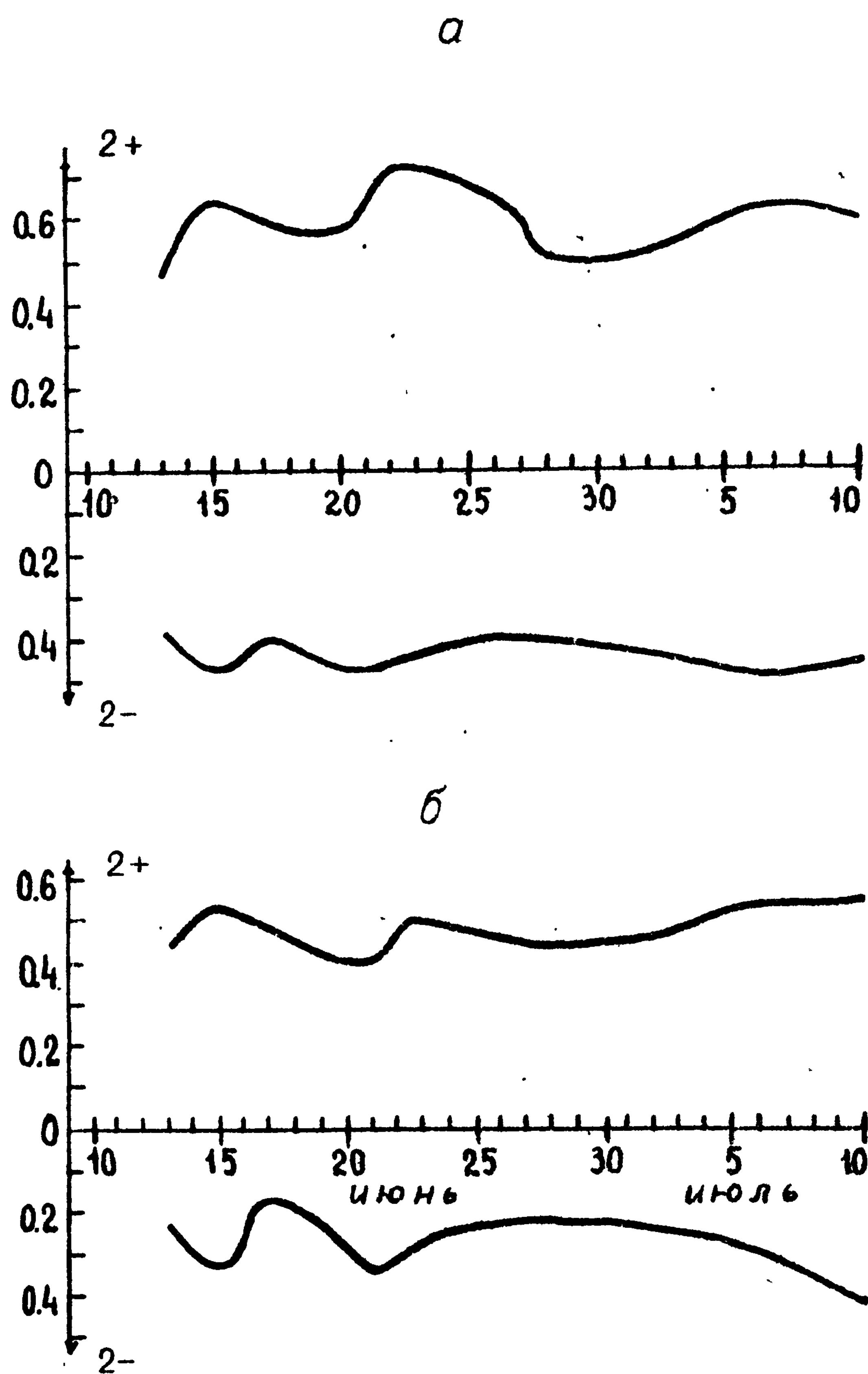


Рис.13. Динамика корреляционных параметров.

а - Syringa josikaea (4); б - Salix schwerini (6-.

Случаи полной расходимости, когда весь параметрический комплекс имеет значимые отрицательные коэффициенты корреляции, тоже совпадают с неблагоприятными условиями среды. В 1982 г. это фиксировалось 5 и 8 июля для третьего варианта, 19 июля - для четвертого. В первых двух случаях отмечена неоптимальная относительная влажность воздуха и солнечного сияния, последнее, предположительно, объясняется влиянием ветра, что аналогично 6 июля 1983 г. у третьего варианта; 24 июня 1983 г. высокое расхождение объясняется отмеченной нулевой температурой на поверхности почвы и низкой относительной влажностью. Следовательно, экстремальные состояния расходимости, а именно - полное ее наличие или отсутствие у всех фолиогенетических характеристик связано с неблагоприятными условиями. Разнообразие корреляционных эффектов объясняется различными экологическими требованиями исследуемых древесных растений. Вероятно, оптимальным будет состояние корреляционной сбалансированности плотности и расходимости, которые не являются константными на протяжении всего периода роста листа.

Динамическая характеристика воздействия

Изучение фолиогенетического процесса под воздействием обусловливающих его причин проводилось в вегетационные сезоны 1982 и 1983 гг. В первый временной период анализировались 1-4, 7 варианты и во второй - 1-4, 6, 7, 10 (табл.1). В указанные годы сбор эмпирической информации осуществлялся по пол- ным матрицам в каждом сроке, что позволяет оценить причинное влияние во временном аспекте. Эти причины рационально реализовывались на уровне первого-вт рого суперфакторов, так как они охватывают 40-60% общего воздействия и имеют весьма удобную форму графического представления. В данном случае трансформация факторных оценок проводилась по принципу выделения сезонных зон влияния по каждому фолиогенетическому параметру. Ось ординат на рисунках соответству ет первому суперфактору, абсцисс - второму. Величины факторных нагрузок в рамках F1-F2 наносились по каждой временной точке, затем полученные класте ры объединялись в виде зон (ZJ), отклоняющиеся варианты не входили в ограни ченную область и считались выпадающими. Критерием для обособления отдельных параметрических временных точек являлось превышение удаления максимальных

размеров зоны в направлении определяемой точки. Результаты проведенного анализа на примере сирени венгерской (4) графически представлены на рис.16. Используя указанный принцип выявления факторных зон влияния, были изучены отмеченные выше растения. Дополнительным условием для фиксации отклоняющихся параметрических точек является объединение в основной кластер большей части фолиогенетических характеристик, сроков.

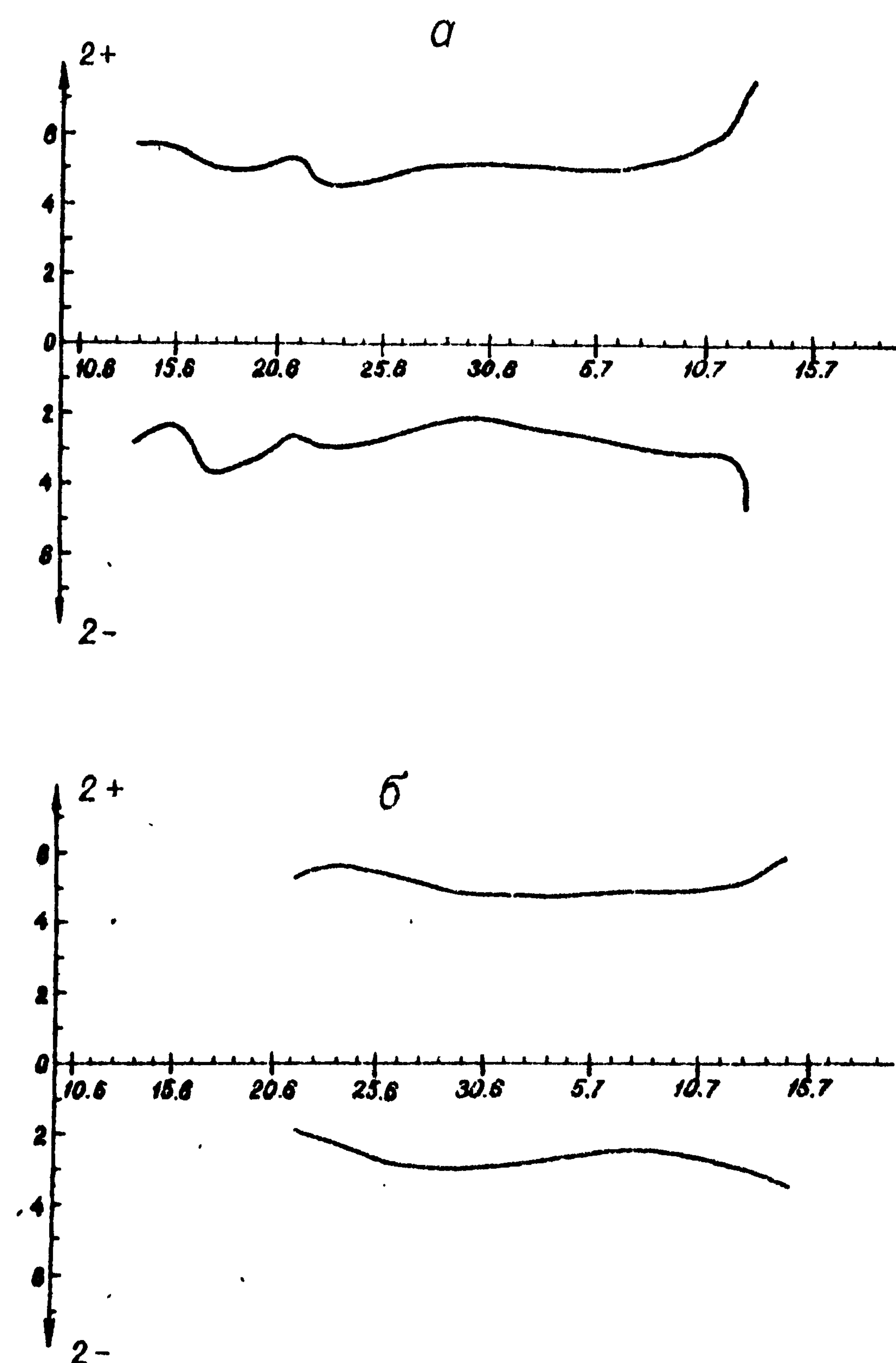


Рис.14. Динамика корреляционных параметров.

а - Salix phylicifolia (7); б - Tilia cordata (10).

Общее расположение и конфигурация выявленных зон воздействия сходны на всех представленных рисунках, что свидетельствует об адекватности факторного описания. Для графических представлений одного варианта исследования характерна высокая степень совпадения в различные вегетационные сезоны, несмотря на резкую разницу погодных показателей 1982-1983 гг. Учитывая, что эффект воздействия характеризуется реакцией растительного органа, в данном случае - листа, можно заключить, что уровень эндогенного и экзогенного соприкосновения поддерживается относительно постоянным или стремится к своей оптимальной в данных условиях величине. Указанное положение можно рассматривать как единство организма и окружающей среды (Шмальгаузен, 1983). Несмотря на общую графическую аналогию, имеются существенные расхождения величин и конфигураций зон влияния по некоторым параметрам, что интерпретируется как изменение аутэкологических условий сравниваемых сезонов. Флюктуации такого типа отмечены для Syringa villosa по поверхностной плотности на сырую массу и коэффициенту заполнения поверхности. Аналогичны для Syringa swegizowii содержание сухого вещества и толщина листа. Существенные увеличения площадей зон влияния наблюдались в 1982 г. по сравнению с 1983 г. у Syringa josikaea (3); противоположная картина незначительного изменения отмечена на параметре E. Общая тенденция уменьшения зон влияния в 1983 г. просматривается и на Syringa josikaea (4), за исключением параметров E, G, L. В отношении аутохтонного вида Salix phylicifolia феномен изменения величины зон прослеживается без исключений. Учитывая приведенные фактические данные, исследуемые растения целесообразно ординировать по их реакции на изменение погодного комплекса на основе размерных характеристик зон в вегетационные сезоны 1982, 1983 гг. В порядке увеличения степени аутэкологической реакции исследуемые варианты располагаются следующим образом: 1, 2, 4, 3, 7. При этом необходимо отметить, что по количеству параметров со значительными перестройками зон

сирень мохнатая (I) и сирень Звегинцова (2) фактически равны, наиболее автономны к воздействию погодных причин и имеют высшую степень адаптивности по фенологическим критериям. Полная реакция на изменение сезонных воздействий отмечена у аутохтонного вида, образцы сирени венгерской (3 и 4) занимают промежуточное положение.

Следовательно, наивысшая степень адаптивности по многолетним фенологическим данным присуща более автономным интродуцентам, способным сохранять относительно устойчивый уровень взаимодействия с погодными факторами. Ива филиколистная отличается аутэкологической чувствительностью, что объясняется ее специализацией к климатическим условиям Кольского севера. Сирени венгерские занимают промежуточное положение, причем (4) вариант смещен больше в направлении (I и 2), достаточно автономен, за исключением трех характеристик, а (3) вариант по тенденции практически соответствует аутохтонному виду, по многолетним фенологическим оценкам уступает (I, 2, 4) вариантам, но в отдельные вегетационные сезоны достигает более благоприятного состояния, чем остальные варианты исследования. В условиях Субарктики различная степень вызревания в отдельные вегетационные сезоны явление вполне естественное, кроме того, это положение было продемонстрировано в предыдущем изложении на основе коэффициента удлиненности (табл.4). Фенологически оцениваемые надежные образцы достигают одинакового уровня развития в отдельные вегетационные сезоны и в этом отношении являются стабильными, что объясняется их автономными потенциальными возможностями.

По характеру воздействия суперфакторы могут быть лимитирующими (при положительном значении) и ингибирующими (при отрицательном значении факторных нагрузок). Последнее определение используется для крайних состояний воздействующих факторов (избыток, недостаток) и целесообразно при анализе переходных ситуаций. В целом вегетационный сезон 1982 г. в период интенсивного фолиогенеза можно считать менее благоприятным, и проявляется это в значительной степени по метеорологическим характеристикам и начальным датам роста листа: 28 июня - 1982 г., 10 июня - 1983 г. Следовательно, в неблагоприятных условиях увеличивается область зон влияния, которая входит в секторы отрицательных нагрузок. Расширение ZJ в неоптимальных условиях объясняется лимитированием и ингибированием области перемещения параметра в факторных координатах несколькими причинами, что приводит к увеличению и усложнению влияния.

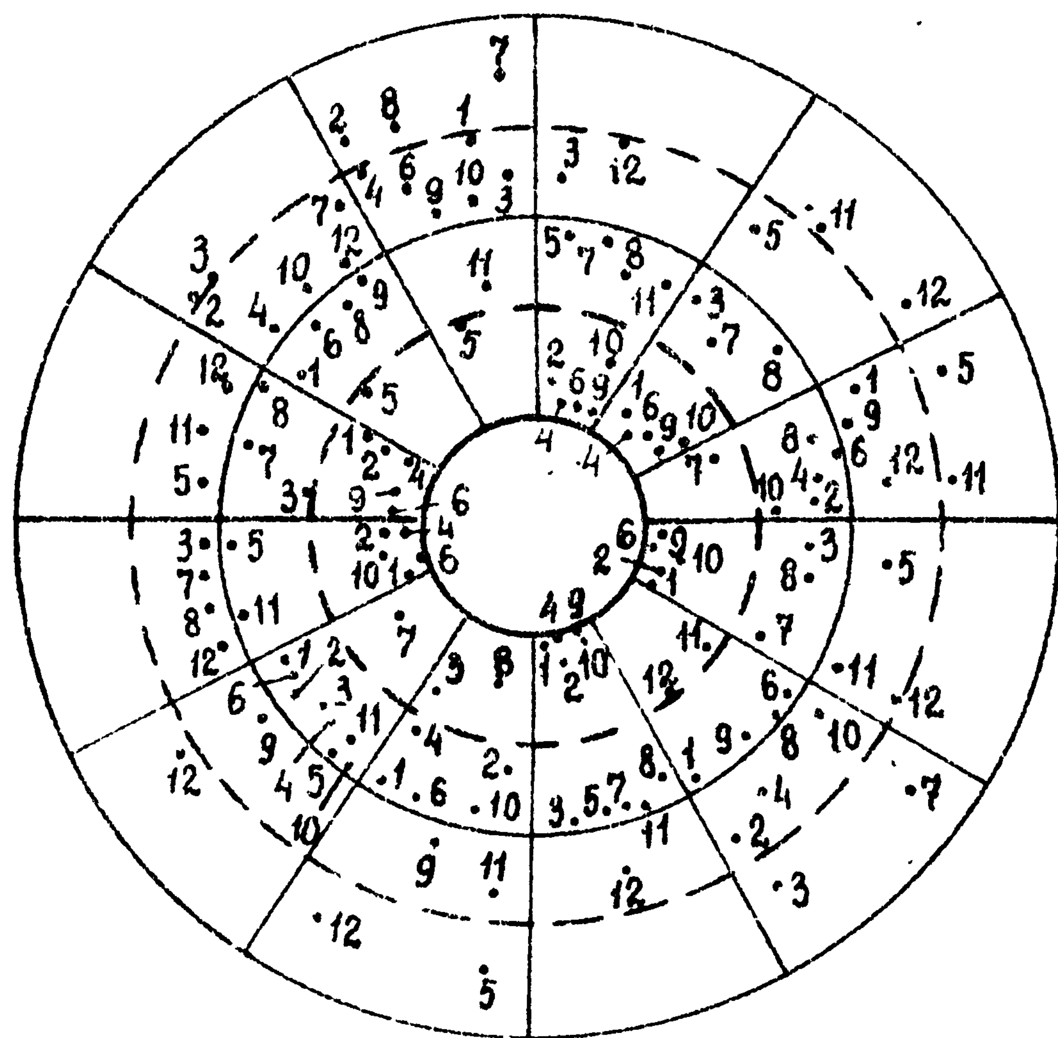


Рис.15. Орбитальная система корреляций листовых параметров Syringa josikaea (4).

----корреляционный уровень равен 0.44 на 95%-ом доверительном уровне (Зайцев, 1984).

В относительно оптимальных условиях для роста листа сиреней 1983 г. Salix schwerini (6) представлена зонами влияния значительной величины. Следовательно, можно заключить, что погодные характеристики данного сезона относительно ивы Шверина не являются благоприятными. Тем не менее указанный вариант на протяжении многих лет демонстрирует высокую степень адаптивности ежегодно,

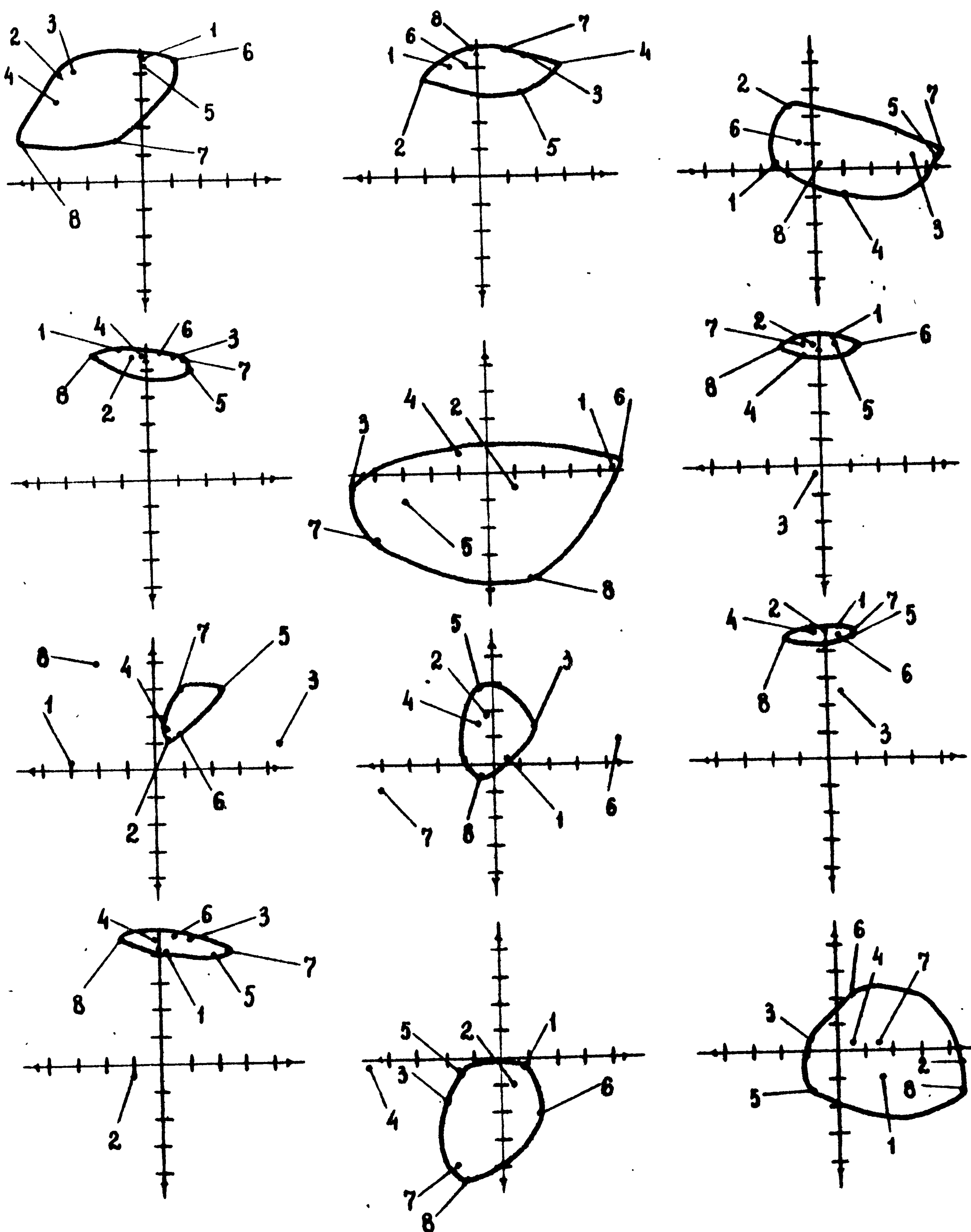


Рис.16. Факторные зоны влияния параметрической системы листа. Syringa josikaea (4). Латинские буквы - фолиогенетические характеристики; цифры - порядок сроков сбора информации.

что можно объяснить высокими автономными потенциальными возможностями. Наименьшими зонами в 1983 г. обладает Tilia cordata (10), при этом наивысшие факторные нагрузки наблюдаются по большинству параметров. Первым суперфактором детерминированы A, B, D, F, I, J фолиогенетические характеристики, вторым G, H . По многолетним наблюдениям адаптивность липы мелколистной весьма мала, что вызывается низкими автономными возможностями и высокой степенью зависимости от воздействующих причин большинства используемых при анализе характеристик. В условиях дендрологической коллекции Полярно-альпийского ботанического сада особи Tilia cordata представлены кустарниковой

жизненной формой, что обусловлено неспособностью перестроиться на более простых уровнях, в данном случае листа, и создать близкий к оптимальному размер взаимодействия с окружающими условиями. Syringa josikaea (3) проявляет большую степень сходства с аутохтонным видом Salix phylicifolia, поскольку является местной репродукцией от Syringa josikaea (4).

Обобщая высказанное, можно заключить, что адаптивные возможности растительного организма определяются способностью к сохранению уровня взаимодействия со средой и существованием в изменяющихся условиях окружающей среды, что отражается в размерах и конфигурации факторных зон влияния параметрической системы листа. Практически во всех случаях отдельные фолиогенетические параметры проявляют свойства, отличающиеся от общей реакции системы характеристик. В подобных случаях проявляется специфичная реакция указанных показателей по отношению к изменению аутэкологического комплекса или повышенная чувствительность к конкретным составляющим погоды.

Рассмотрение отклоняющихся от факторных зон влияния временных точек позволяет получить дополнительную информацию об особенностях морфологического процесса и выявить основные тенденции взаимодействия растущего листа с погодными характеристиками. В данном случае можно выделить три основных типа перемещения фолиогенетических показателей: I) выход из зоны лимитирования; 2) вход в зону лимитирования; 3) вход в зону ингибирования. Перечисленные явления прослеживаются по первому и второму суперфакторам. Прежде всего следует отметить, что в жестких условиях 1982 г. количество отклоняющихся параметров значительно меньше по сравнению с 1983 г. Существенное сокращение периода активного роста в первый указанный год привело к достаточно полному использованию временного отрезка с благоприятными погодными условиями, который отмечен после 28 июня.

Вегетационный сезон 1983 г. в целом более благоприятный при нормальном сроке начала отрастания листа, не однороден на протяжении интервала интенсивного фолиогенеза, что сопровождается более частым выходом из конфигурации устойчивых зон. Во всех случаях наименьшее количество отклонений от типичного расположения зафиксировано у аутохтонного вида Salix phylicifolia, что интерпретируется как способность рационального использования благоприятных периодов вегетационного сезона. Общее количество явлений выпадения из анализируемых зон в направлении I-4,7 вариантов по годам распределяется следующим образом: 1982 г. - II,8,8,6,2; 1983 г. - I4,I8,I8,I6,II. В этом аспекте относительную стабильность проявляет Syringa villosa.

Следовательно, обеспечение постоянного уровня взаимодействия с окружающими факторами сопряжено с возможностями отклонения от параметрических зон в отдельных временных точках. Остальные интродуцированные виды обнаруживают существенные различия по годам, что отражается на их многолетней фенологической динамике. Наличие отклоняющихся показателей обеспечивается двумя различными по характеру влияния комплексами: собственными временными потребностями развития растительного организма, условиями среды. В результате образования временного сокращения вегетации (1982 г.) рост и развитие листа в образовавшийся комфортный период происходили весьма интенсивными темпами, позволяющими компенсировать имеющееся отставание фолиогенеза, что сопровождается незначительным количеством выходов из основных зон. Нормальное хронологическое формообразование (1983 г.) происходит менее интенсивно с увеличением количества отклоняющихся параметров. Естественно предположить, что в условиях севера принцип компенсации временного дефицита в развитии имеет широкое распространение.

В случае задержки естественного для данных условий хода развития фолиогенеза накапливается потенциал нереализованных морфологических событий, который при наличии условий в дальнейшем осуществляется в ускоренном темпе. Такое поведение рационально для специализированных к местным условиям видов и ненадежно для интродуцентов, чувствительных к изменению погодного комплекса.

Согласно выделенным ранее трем типам перемещения фолиогенетических параметров, рассмотрим динамику каждого из них в общем виде и по вегетационным сезонам. Количество выходов из зоны лимитирования наибольшее в начале периода активного роста листа, к концу оно уменьшается. Это объясняется увеличением факторного воздействия и отсутствием интенсивного фолиогенеза. Во время наиболее значительного роста наблюдается максимальная факторная нагрузка (1982 г. - 13.07; 1983 г. - 28.06) практически у всех вариантов исследования. В дальнейшем количество выходов из лимитирования может несколько увеличиться, но эта величина будет значительно уступать аналогичным значениям на начальных этапах. Следовательно, полное сохранение зон влияния наблюдается, когда временные потребности развития и возможности, связанные с условиями окружающей среды, совпадают. В этот период количество параметров, выходящих из устойчивых траекторий и ингибируемых, максимально сокращается; все три типа минимальны. Максимальное количество параметров, входящих в зоны ингибирования и лимитирования, наблюдается в неблагоприятные погодные периоды, к примеру 24 июня 1983 г. - низкая относительная влажность (50%), температура 6.9°C, осадков - нуль. В данном случае недостаточным является весь комплекс погодных характеристик, которые и определяют максимальное количество ингибируемых и входящих в зону лимитирования фолиогенетических параметров. Исключение из выявленных общих тенденций составляют коэффициенты удлиненности и заполнения поверхности, которые в процессе онтогенеза листа являются параметрами, уменьшающимися по времени, в отличие от всех остальных. Таким образом, отклоняющиеся варианты могут использоваться для выявления характерных временных моментов в развитии и росте листовой пластинки.

Используя принцип сопоставления типов перемещения параметров относительно существующих зон влияния, можно внести некоторую ясность о конкретных составляющих суперфакторов. Прежде всего следует отметить, что оптимальные для вегетационных сезонов 1982, 1983 гг. периоды имеют максимальную относительную влажность воздуха (13 июля 1982 г. - 74% и 28 июня 1983 г. - 80%); имеются в виду временные точки, в которых проводился анализ роста листа. Аналогичные соответствия отмечаются для количества осадков. Во всех случаях увеличение количества отклоняющихся характеристик совпадает с уменьшением относительной влажности и осадков. Отмеченные передвижения происходят относительно первого суперфактора. Следовательно, одними из его составляющих являются отмеченные выше погодные характеристики. Ингибирование по второму суперфактору довольно часто совпадает с уменьшением средней температуры воздуха, особенно отчетливо это проявлялось в 1983 г. 20,22,24 июня при температуре 4.9°C, 5.3°C, 6.9°C. Указанная погодная характеристика входит в состав второго суперфактора. Приведенные описания по определению сущности комплексных факторов помогают ориентироваться относительно конкретных погодных характеристик, что облегчает задачу осмысливания результатов факторного анализа.

Структура и динамика факторов воздействия

Взаимоотношения растительного организма с окружающей средой носят комплексный характер и в динамике отражают специфику объекта исследования в конкретной климатической обстановке. Основой для изучения указанного положения может служить принцип многомерного планирования и проведения экспериментов, обеспечивающий реализацию системного подхода (Лиепа и др., 1983). Сбор эмпирической информации по полным матрицам и определение факторных нагрузок в каждой пространственно-временной точке позволяют определить конкретный вклад погодных явлений в комплексных суперфакторах. В данном случае представляется возможным классифицировать метеорологические характеристики по их значимости для прохождения фолиогенеза.

Количественная идентификация суперфакторов

Для решения поставленной задачи необходимо ввести некоторые теоретические обоснования. Если комплексный суперфактор представлен набором различных по направлению и величине векторов, то логично заключить о совпадении результирующего направления в большей степени с тенденцией максимального по величине конкретного составляющего фактора. Следовательно, процедура выявления сходства факторных нагрузок с погодными характеристиками позволяет идентифицировать последние относительно вычисленных F1 и F2. В качестве величин, используемых для оценки сходства, применяется коэффициент корреляции. В целях вычисления указанного коэффициента были использованы объединенные ряды факторных нагрузок каждой временной точки за 1982 и 1983 гг. В качестве второго ряда применялись показатели погодной ситуации в соответствующие временные интервалы. К значениям факторных нагрузок суммируется единица, что сохраняет общую форму ряда и позволяет избавиться от отрицательных величин.

Полученные в результате проведенного анализа матрицы сходства дают объективную информацию о взаимоотношении листовой пластинки с рассматриваемыми аутэкологическими факторами по каждому фолиогенетическому параметру.
В работе использовался комплекс метеорологических сведений: температура воздуха - средняя (Тс), максимальная (Тмк), минимальная (Тмн), на поверхности почвы (Тп); температура почвы - на глубинах 5 см (T_{-5}), 10 см (T_{-10}), 20 см (T_{-20}); количество осадков за сутки в мм (Ос); относительная влажность воздуха, в %, средняя (Вс), минимальная (Вмн); максимальная скорость ветра, в м/с, (Св); продолжительность солнечного сияния (Сс).

Перечисленные погодные характеристики имеют различную значимость в процессе фолиогенеза, что требует введения определений, позволяющих конкретизировать их сущность в ходе изложения. Как указывалось ранее, вычисленные комплексные векторы (факторные нагрузки) именуются суперфакторами - СФ (Лиепа, 1980). Величины, составляющие СФ, в дальнейшем будут приводиться как факторы-векторы (ФВ) и погодные показатели, имеющие максимальный коэффициент сходства, принимаются под названием факторов-определителей (ФО).

В целях обобщенного сравнения матриц сходства были рассчитаны средние коэффициенты, которые позволяют сделать оценки и сопоставление исследуемых вариантов по степени аутэкологической контактности. Согласно приведенному выше показателю, анализируемые растения распределяются следующим образом: Syringa villosa (0.14), Syringa josikaea (4) (0.15), Syringa sweginzowii (0.20), Syringa josikaea (3) (0.20), Salix phylicifolia (0.27).
В скобках указана степень сходства первого суперфактора с метеорологическими показателями. Распределение по F1 обнаруживает равенство между вторым и тр

тьим вариантами, аутэкологическая классификация которых может быть уточнена с использованием сходства по второму суперфактору. Первый комплексный фактор является максимальным по воздействию, и, как правило, превышает F2 приблизительно в 2 раза, что позволяет проводить основную канву сравнения на основании ведущей нагрузки. Когда наблюдается сходство сопоставляемых величин, дифференциацию целесообразно продолжить по второй комплексной причине, что для второго и третьего вариантов дает 0.18 и 0.24 и в целом показывает большее аутэкологическое сходство сирени венгерской (3). На основании указанного подхода классификацию можно провести достаточно подробно, постепенно включая интегральные факторы с большими порядковыми номерами и меньшей значимостью в общем воздействии.

Полученное распределение исследуемых объектов позволяет сделать заключение о более высокой адаптивности в субарктических условиях интродуцентов, имеющих наименьшее воздействие погодных показателей. Ива филиколистная, проявившая сходство по первому суперфактору (27%), является аутохтонным видом и специализирована к местным условиям. Ординация объектов исследования по степени контактности с погодными показателями совпадает с многолетними фенологическими оценками адаптивности.

Следует отметить, что по влиянию на процесс фолиогенеза погодные составляющие вносят существенный вклад по первому и второму суперфакторам, но не являются основными морфогенетическими детерминантами. В отношении отдельных параметров растущего листа отмеченное положение может не подтвердиться, в таком случае следует говорить о факторах-определителях. Анализ коэффициентов сходства позволяет заключить, что в положении ФО к длине листа находится относительная влажность воздуха (средняя и минимальная), коэффициенты сходства 0.58 и 0.51. Приведенные величины являются значимыми, если их оценивать как коэффициенты корреляции на 95%-ом доверительном уровне при объеме выборки 16. Группа температурных показателей в отношении F1 не проявляет существенных коэффициентов сходства, за исключением Тс, Тмк – содержание сухого вещества; T_{-20} – сухая масса, площадь и объем листа.

Следовательно, к температурному показателю параметрическая система листа Syringa villosa практически не восприимчива. Существенный вклад в прохождение фолиогенеза вносят осадки, которые воздействуют на длину, сырую и сухую массу, площадь, объем, коэффициент удлиненности листа. Средняя влажность контролирует, помимо указанной раньше длины, сырую и сухую массу, поверхностную плотность на сырую массу, площадь и коэффициент удлиненности листа. Влажность минимальная – 4,6,7,9,11,12 фолиогенетические показатели; скорость ветра – 2,6,7,9 параметры и продолжительность солнечного сияния влияют на содержание сухого вещества и поверхностную плотность на сухую массу. Ведущими метеорологическими причинами, обусловливающими рост листа, являются относительная влажность и осадки применительно к сирени мохнатой. По второму суперфактору выявляется роль фактора-определителя относительной влажности воздуха (минимальная и средняя) применительно к поверхностной плотности на сухую массу и содержание сухого вещества. В составе F2 отмечается значительное увеличение вклада температурной группы: Тс – 3,7,8,11,12; Тмк – 3,11,12; Тмн – 3,5,7,8,11,12; Тп – 3-8,11; T_{-5} – 1,3,4,6,7,8,11; T_{-10} – 1,3-8,11; T_{-20} – 1,3-8,11 фолиогенетические параметры. При этом сохраняется существенная значимость осадков и относительной влажности воздуха. Поверхностная плотность на сырую массу проявляет чувствительность к максимальной скорости ветра в первом и втором суперфакторах. Объединяя полученные извлечения по F1 и F2 для фолиогенетических характеристик Syringa villosa, можно от-

метить, что ведущими метеорологическими факторами-векторами являются: относительная влажность воздуха и осадки, группа температурных характеристик ниже по уровню. Достаточно сильное влияние оказывает скорость ветра на сухую массу листовой пластинки и показатель поверхностной плотности на сырую массу, а продолжительность солнечного сияния на параметр содержания сухого вещества.

Аналогичное рассмотрение матрицы сходства Syringa sweginzowii подтверждает роль факторов-определителей средней и минимальной относительной влажности воздуха, но по показателю поверхностной плотности на сухую массу. В данном случае составляющая температурной группы существенно больше по сравнению с количественными оценками первого варианта в отношении F1. Все показатели температуры вносят существенный вклад в развитие 2,4,6,9,10,11 фолиогенетических параметров и 5-16%-ое сходство по содержанию сухого вещества. Осадки существенны в отношении 3,7,8; Вс - 1,5,7,8,9; Вмн - 1,2, 3-5, 7-10; Св - 2,4,6-10; Сс - 1,6,11,12 морфологических характеристик листовой пластинки. В общем виде тенденция сохраняется и по второму суперфактору, за исключением уменьшения значимости по температурной группе 2,5,11 листовых параметров; сходство относительной влажности и осадков в пределах F2 увеличивается. Последнее заключение в полной мере распространяется на максимальную скорость ветра и в меньшей степени применимо к продолжительности солнечного сияния. Как и для сирени мохнатой, поверхностная плотность на сырую массу демонстрирует значительную зависимость от Св по первым двум суперфакторам.

Становится вполне очевидным, что комбинация аутэкологических факторов-векторов по отношению к параметрической системе листа Syringa sweginzowii значительно отличается от таковой применительно к Syringa villosa. В данном случае по совокупному воздействию более существенными можно считать показатели температурной группы; относительная влажность и осадки, имея высокие показатели по отдельным показателям листа, в интегральном влиянии имеют меньшую значимость. Максимальная скорость ветра и продолжительность солнечного сияния по воздействию для второго варианта исследования показывают более высокий уровень.

Syringa josikaea (3) в отличие от всех остальных исследуемых растений не имеет фактора-определителя. Тем не менее полученные данные показывают большое количество существенных по значению коэффициентов сходства. Здесь, как и в предыдущем случае, первый суперфактор идентифицируется главным образом группой температурных величин. Далее следуют количество осадков, продолжительность солнечного сияния, относительная влажность воздуха и максимальная скорость ветра. В отличие от первого второй комплексный фактор имеет несколько определителей: Вс и Вмн по коэффициенту удлиненности, T_{-10} и T_{-20} по толщине листа. Последний фолиогенетический параметр проявляет высокую зависимость от температурной группы факторов. Содержание сухого вещества существенно связано с относительной влажностью воздуха и максимальной скоростью ветра. Зависимость поверхностной плотности на сырую массу от Св прослеживается на F1, F2 аналогично первым рассмотренным вариантам исследования, но несколько ниже по величине. Здесь, как и ранее, достаточно сильное влияние оказывают показатели температурной группы (термические характеристики воздуха). Далее, по мере уменьшения значимости: осадки, продолжительность солнечного сияния, влажность и максимальная скорость ветра. Рассматриваемый (3) вариант имеет некоторую специфичность в распределении коэффициентов сходства между первым и вторым суперфакторами. Большая часть фолиогенетичес-

ких параметров находится под воздействием погодных интерпретаторов первой комплексной причины, которая имеет максимальный эффект влияния. Кроме того, относительно небольшое количество величин сходства со вторым суперфактором представлено в основном коэффициентами, существенными по значению.

Syringa josikaea (4) отображена матрицей с небольшим количеством коэффициентов сходства по первому суперфактору и в этом смысле близка к Syringa villosa. Роль фактора-определителя в настоящем приложении играет количество осадков по поверхностной плотности на сухую массу. Реакция на температурную группу прослеживается по 2,9,I2 и частично II параметрам листа. Осадки и влажность контролируют развитие I,3,8,II и частично 5,6,9,I0 фолиогенетических характеристик. Продолжительность солнечного сияния и максимальная скорость ветра по F1 матрицы сходства можно принять, как приблизительно равные. Анализ второй суперфакторной позиции позволяет обнаружить существенные изменения в распределении идентифицируемых метеорологических характеристик. В данном случае значительно увеличивается сходство температурной группы величин, которые в полном составе являются определителями для толщины листа; аналогичное воздействие, за исключением T_{-10} и T_{-20}, распространяется на объем листовой пластинки. Кроме указанных, существенное значение термические характеристики имеют для 2,4,6,7,9 фолиогенетических параметров. Заметно поднимается уровень существенности максимальной скорости ветра по длине и коэффициенту удлиненности, но более значительные повышения отмечаются в ряду продолжительности солнечного сияния. Осадки и относительная влажность воздуха занимают минимальные позиции. Объединяя приведенные отдельные особенности, правомерно заключить, что аутэкологическая структура Syringa josikaea(4) наиболее значимо представлена по второму суперфактору, главным образом группой температурных величин. В отношении первой комплексной причины некоторое преобладание группы характеристик влажности (Ос, Вс, Вмн) можно признать очевидным. Максимальная скорость ветра изменяет наиболее существенное воздействие от I0 морфологического показателя листа по F1 к I и II по F2, аналогичным образом Сс I2 - F1 и 7,8 - F2 .

Аутохтонный вид Salix phylicifolia в основном идентифицируется в аспекте метеорологических определений по первому суперфактору и имеет два фактора-определителя: количество осадков (по объему листа), продолжительность солнечного сияния (по коэффициенту заполнения поверхности). Достаточно высокие значения можно заметить у 3,4,6,7,II и I2 параметров в отношении термических характеристик. Сухая масса листа реагирует на весь метеорологический комплекс по F1, похожее положение отмечено у предыдущего варианта на толщине листа в пределах второго суперфактора. Вторая часть матрицы (по F2) имеет несколько факторов-определителей: T_{-5}, T_{-10}, T_{-20} по объему листа и коэффициенту удлиненности; Ос по сухой массе и поверхностной плотности на сухую массу. Аутэкологическая структура ивы филиколистной главным образом представлена включениями по первому комплексному фактору и распределяется следующим образом: группа влажности, температурная группа, продолжительность солнечного сияния и максимальная скорость ветра.

Проведенный анализ аутэкологического сходства ведущих суперфакторов позволяет количественно описать исследуемые растения по их реакции на погодные характеристики. Вклад метеорологических составляющих значительно изменяется в пределах рассмотренных вариантов по фолиогенетическим параметрам и между объектами. Адаптивное состояние растительного организма складывается из двух составляющих: во-первых, собственной логики развития растения (по определению А.А.Любищева) и, во-вторых, восприимчивостью к погодному комплексу,

свойственному конкретному местообитанию. Естественно, что обе составляющие находятся во взаимодействии, но первая выше по важности, а восприимчивость играет синхронизирующую роль. Метеорологические факторы-векторы, оказывающие существенное воздействие на процесс фолиогенеза, дифференцируются на две группы: температуру и влажность. В подавляющем большинстве функцию факторов-определителей выполняют переменные второй указанной группы. Наиболее благоприятного состояния достигают интродуценты, проявляющие наибольшее сходство с показателями влажности, температурная зависимость в условиях Севера снижает уровень биологического развития. Важнейшую роль играет распределение погодных факторов-векторов, если большинство включает в область первого суперфактора, то это сопровождается снижением автономности интродуцентов и, как следствие, невысоким адаптивным состоянием. Применительно к аутохтонному виду следует использовать противоположные критерии, поскольку представители местной флоры специализированы к субарктическому аутэкологическому комплексу. С адаптивной точки зрения очень важное значение имеет отношение конкретного фолиогенетического показателя ко всему метеорологическому комплексу. Если параметр зависит от целого ряда отдельных метеохарактеристик, то в таком случае он является элементом, вероятность повреждения которого весьма высока. Причем собственное изменение показателя при условии его высокой скоррелированности с остальными переменными может сопровождаться перестройкой всего параметрического комплекса.

Интегральная количественная характеристика воздействия

В целях определения динамических характеристик факторных нагрузок по всему параметрическому комплексу были рассчитаны средние значения первого и второго суперфакторов применительно к совокупности фолиогенетических характеристик в каждой временной точке (рис.17, 18). Оценка воздействия включает положительные и отрицательные величины, которые в основном и определяют ход фолиогенетического развития. Планирование исследований проводилось с учетом возможности сопоставления различных вариантов в аналогичных временных точках. При этом сохраняется основное условие данного подхода – метеорологическая ситуация одинакова для всех исследуемых растений и принимается как фоновая. Специфичность аутэкологической реакции в таком случае объясняется различной восприимчивостью к погодным показателям анализируемых растений и их индивидуальными свойствами.

Используя средние значения по каждому типу факторных нагрузок за объединенный период 1982-1983 г., можно классифицировать изучаемые растения в обобщенном виде с точки зрения воздействия. Величины, полученные по первому суперфактору, близки и не имеют достоверных различий, наибольшее значение принадлежит (2) варианту (67±3.38) и наименьшее – (4) варианту (62±1.48). Отрицательные значения первой комплексной причины выражены более характерно и позволяют разбить совокупность объектов на три части. Обособленное положение в этом аспекте занимает Salix phylicifolia при значении 19±2.48, следующую группу образуют Syringa villosa, Syringa sweginzowii 29±2.84, 27±2.84 и заключительная группировка Syringa josikaea (3 и 4) варианты, в количественном выражении 38±3.87 и 36±4.56. Средние значения по второму суперфактору существенно различаются у третьего и первого вариантов 30±3.12, 37±3.58. Усредненные значения по отрицательному F2 достаточно близки для всех исследуемых вариантов. Следовательно, основное различие в плане факторного воздействия отмечается при рассмотрении отрицательных значений первой

комплексной причины. В этом отношении растения хорошо ординируются следующим образом: 7,I,2,4,3, что вполне соответствует многолетней адаптивной фенологической классификации. Объединенные динамические характеристики по уровню обобщения во времени соответствуют оценкам с использованием внешних морфологических явлений. Кроме того, степень информативности может быть значительно повышена внутри вегетационного сезона при дифференцированном использовании факторных оценок во временном аспекте.

Динамические характеристики исследуемых растений по отрицательному и положительному воздействию весьма разнообразны, что обусловливается биологическими особенностями рассматриваемых образцов (рис.I7,I8). На рисунках сплошная линия соответствует F1, пунктирная - F2. Соотносительное расположение факторных кривых аутохтонного вида ивы филиколистной позволяет отметить организованную перестройку четырех рассматриваемых видов структурной морфогенетической обусловленности (рис.I8 б). Конфигурация положительных и отрицательных графических представлений по первому и второму суперфакторам проявляет высокую степень сходства. При этом можно определить два типа соответствия: во-первых, симметричности, когда уменьшению положительной величины или увеличению аналогично изменяется отрицательное значение, во-вторых, параллельности, если абсолютные значения противоположных по знаку одноименных факторных величин находятся в противофазах. Первый тип в явной форме наблюдается только на рис.I8 применительно к F1 (I982 г.), второй является более распространенным и отмечается по данным I983 г. на этом же рисунке в правой части.

Если общее воздействие фактора определить как величину от его положительного до отрицательного значения в каждой временной точке, то первый тип можно определить импульсивным, а второй стабильным, когда диапазон фактора приблизительно сохраняется. При этом увеличение лимитирования сопровождается уменьшением ингибирования или в обратном порядке. Симметричность величин одного фактора, но разных по знаку, вероятно, характерна в случаях, когда имеет место задержка в развитии, что было отмечено в вегетационный сезон I982 г. Сокращение благоприятного для роста срока вызывает прохождение фолиогенеза при относительно высоких уровнях лимитирования и ингибирования. В таком случае происходит развитие отдельных параметров не одновременно, а со сдвигом во времени, что позволяет рационально использовать весь способствующий росту период. При этом положительная величина первого фактора находится на уровне, приблизительно одинаковым с I983 г. (рис.I8 б). Уменьшение диапазона фактора 8 июля I982 г. интерпретируется как задержка морфогенеза листа, поскольку одновременно наблюдалось снижение лимитирующего и ингибирующего влияния. Параллельный тип воздействия отрицательных и положительных величин одного фактора предполагает переход некоторой части влияния из двух типов взаимообразно при относительно постоянном общем уровне (рис.I8 б). Условия вегетации в сезон I983 г. являлись нормальными по прохождению, началу фенологических фаз и метеорологическим характеристикам, следовательно, второй тип воздействия следует признать более естественным. Учитывая приблизительное равенство уровней влияния по первому и второму положительным факторам в I982 и I983 гг., можно сделать заключение об оптимальной величине взаимодействия растений и окружающей среды. Параллельность отрицательных и положительных значений второго фактора весьма наглядна по данным двух вегетационных сезонов.

Рассмотренные выше явления характерны только для аутохтонного вида Salix philicifolia, что позволяет сделать заключение о наличии у этого об-

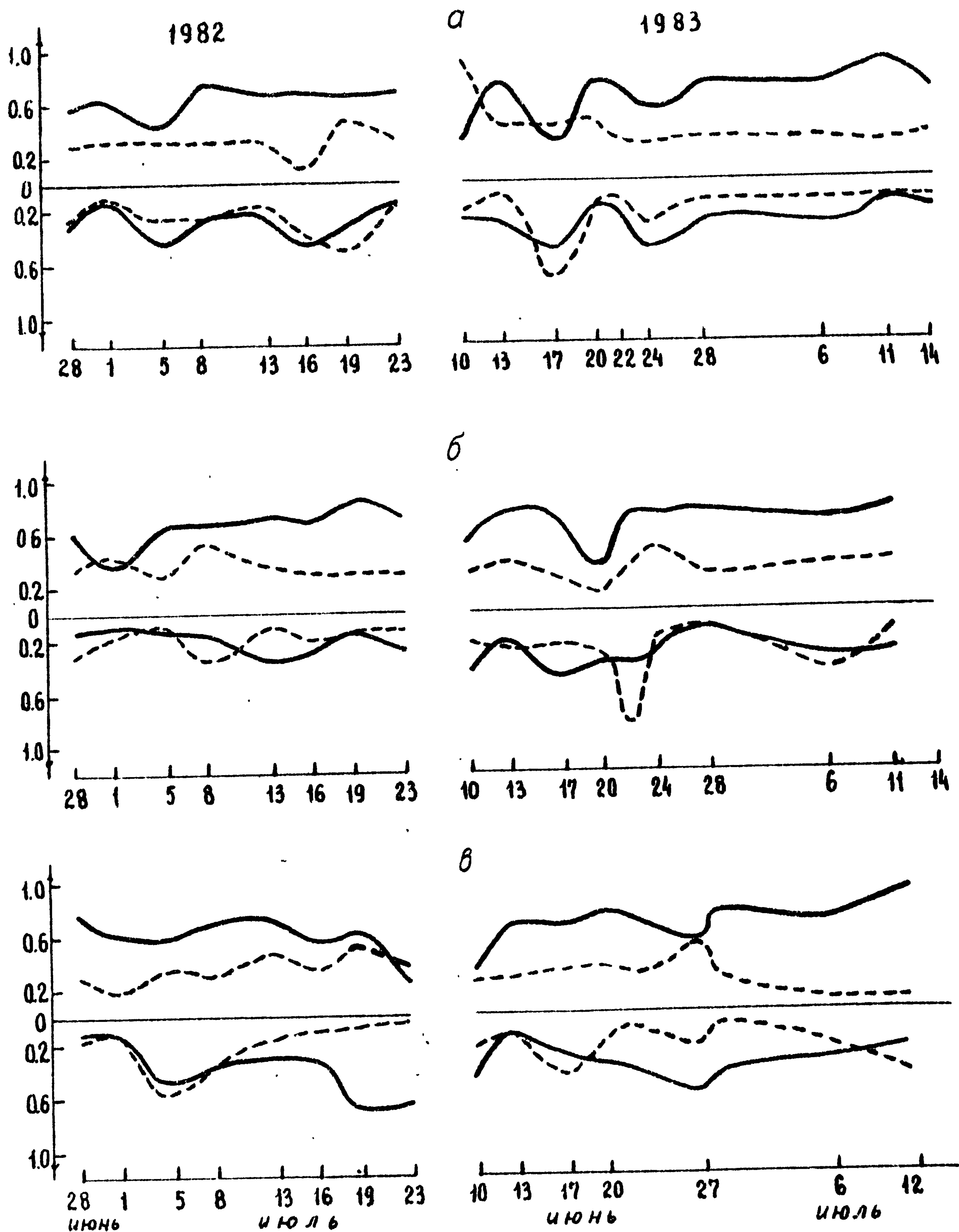


Рис.17. Динамика воздействия на параметрическую систему листа.
а – Syringa villosa (I); б – Syringa sweginzowii (2); в – Syringa josikaea (3).

разца упорядоченной системы взаимодействия со средой. В остальных случаях можно говорить только о приближении и тенденции к выявленным, на примере ивы филиколистной, типам влияния или их комбинированным проявлениям. В целом по результатам 1982 г. можно отметить большее сходство с взаимодействием первого типа, а данные 1983 г. обнаруживают тенденцию к параллельному расположению положительных и отрицательных величин.

Динамические кривые воздействия Syringa villosa в значительной степени напоминают по конфигурации графики второго типа (рис.17 а) в 1982 г. и полностью соответствуют стабильному влиянию по первому фактору в 1983 г.,

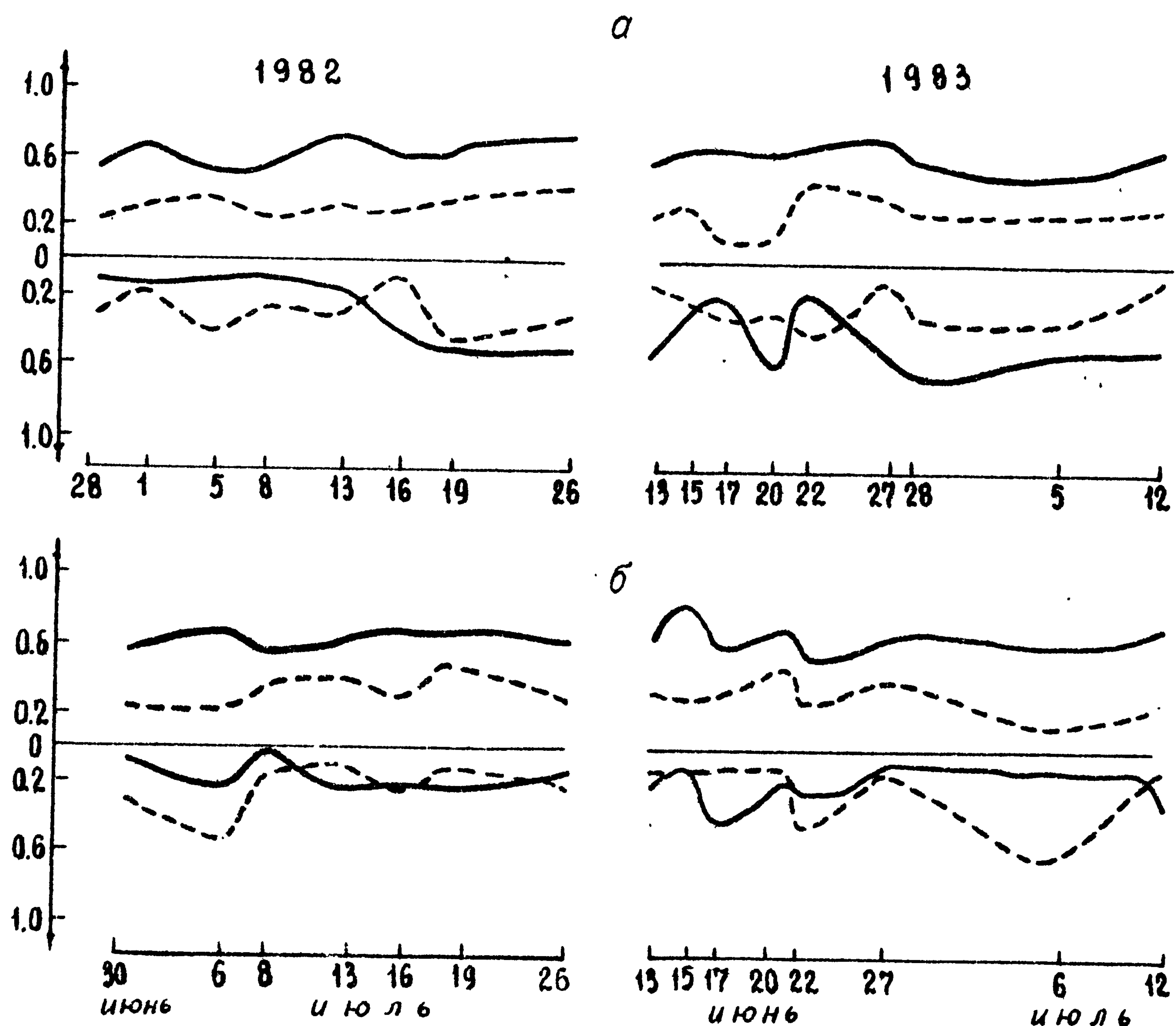


Рис.18. Динамика воздействия на параметрическую систему листа.
а - Syringa josikaea (4); б - Salix phyliclfolia (7).

за исключением начального срока. Из исследуемых интродуцентов только сирень мохнатая имеет выраженную структуру влияния, в остальных случаях комплекс воздействия носит турбулентный характер.

Сравнивая факторную динамику между двумя сезонами, следует отметить, что кривые, относящиеся к 1983 г., имеют значительно больше колебаний с вы - сокими амплитудами. Это обусловлено более продолжительным периодом фолиогенеза и разнообразными метеорологическими условиями. Укороченный период роста листа и относительно ровная погодная ситуация в 1982 г. привели к выпрямлению кривых воздействия по всем четырем рассматриваемым факторным нагрузкам. Отчетливые изменения графических представлений воздействия происходят у седьмого и первого вариантов от сезона к сезону. В меньшей степени это заметно у (2) варианта (рис.17), совсем незначительно у (4) варианта (рис.18 а), в отношении (3), структура воздействия которого не выражена, изменение типов кривых не может быть определено (рис.17 в). Наименьшие по величине колебания в вегетационный период 1982 г. обнаружены у (2) и (4) вариантов исследования; кроме того, у этих двух образцов отчетливо фиксируется тенденция увеличения факторного диапазона к концу периода *интенсивного роста* листа. Указанные объекты являются наиболее консервативными из исследуемых интродуцентов, а высокие значения лимитирования и ингибирования, вероятно, свидетельствуют об окончании периода активного роста листовой пластинки.

Динамические кривые по результатам 1983 г. позволяют разделить фолиогенетический временной отрезок на две различающиеся по характеру части. На начальных этапах развития листа отмечается осциляционный тип воздействия,

состоящий из нескольких пиков и впадин, который включает в себя половину продолжительности созревания листовой пластинки. В дальнейшем уровень влияния приблизительно стабилизируется, по всей вероятности, выходит на оптимальную величину и остается таковым до окончания ростового периода. В некоторых случаях это видно на графиках 1982 г., особенно применительно к сирени мохнатой по первому суперфактору. Осциляции достаточно характерны для 7,1,2, в меньшей степени для (4) варианта и лишь в нескольких случаях отмечаются у Syringa josikaea (3). Сопоставление двух частей фолиогенетического периода по метеорологическим характеристикам позволяет сделать заключение о приблизительно одинаковой вариабельности погодных характеристик на этих временных отрезках. Следовательно, начальному этапу развития листа свойственен период неустойчивой факторной нагрузки. В данном временном интервале листовая пластинка наиболее восприимчива к изменению метеорологических показателей и в это время происходит адаптация параметрической системы листа к внешнему воздействию, что в дальнейшем приводит к установлению оптимального уровня. На протяжении последующего хронологического отрезка сила влияния изменяется в незначительных диапазонах, поскольку процесс фолиогенеза переходит в устойчивое состояние и в этот момент автономен в наибольшей степени.

Применяя динамические характеристики, можно не только охарактеризовать ход роста листа, но и выявить информативные моменты, которые впоследствии можно рационально использовать с точки зрения аутэкологической интерпретации. Весьма интересная ситуация воздействия наблюдается 5 июля 1982 г. при следующей метеорологической обстановке: Тс - 16.1°, Ос - 4.0 мм, Вс - 90%. Первый вариант демонстрирует снижение лимитирования и увеличение ингибирования (рис.17 а), что означает наличие F1 в избыточном количестве. Второй вариант - положительное значение первого суперфактора высокое, отрицательное - минимальное, следовательно, условия для роста листовой пластинки оптимальные. Третий вариант располагается аналогично первому при значительно большем уровне ингибирования, величина первого комплексного фактора превышает оптимальный уровень. Четвертый вариант - минимальные значения положительных и отрицательных величин первого суперфактора (рис.18 а), что говорит о снижении интенсивности фолиогенеза; условия неоптимальные, но нет подавления, как у Syringa villosa и Syringa josikaea (3). Интересно отметить, что ингибирование по F1 и F2 совпадает у последнего в рассматриваемой временной точке. В период с 1 по 8 июля отмечаются значительные изменения относительной влажности воздуха, в то время как температурные величины колеблются в незначительных диапазонах. Следовательно, описанные выше эффекты в большей степени обусловлены динамикой средней величины показателя влажности, высокое значение которой 5 июля оптимально только для Syringa sweginzowii. Метеорологические условия 8 июля (Тс - 16.1°, Ос - 0, Вс - 54%) совпадают с увеличением лимитирования и уменьшением ингибирования по первому суперфактору у сирени мохнатой (рис.17 а). В отношении остальных интродуцентов существенного воздействия не наблюдается.

В это же время Salix phylicifolia демонстрирует минимальные значения положительных и отрицательных величин по F1. Высокий уровень взаимодействия наблюдается в двух случаях: когда влияющая причина меньше по величине оптимального значения и если наблюдается интенсивное развитие процесса. Применительно к аутохтонной иве ситуацию снижения абсолютных значений положительных и отрицательных величин первого фактора можно интерпретировать как снижение интенсивности ростового процесса. Создавшиеся благоприятные температурные условия совпадают с низкими значениями относительной влажности. Дополнитель-

ным подтверждением замедления ростового процесса служит отсутствие отрицательных значений воздействия 8 июля, поскольку во всех ранее рассмотренных случаях всегда находились параметры, испытывающие негативное влияние первого фактора. В данном случае опять отмечается существенное изменение относительной влажности воздуха. 16 июля увеличение ингибирования по F1 у первого варианта совпадает с уменьшением относительной влажности. Таким образом, Syringa villosa наиболее чувствительна к данному погодному показателю из всех интродуцентов, включенных в изучение. При изменении нагрузки наибольшее значение имеют соотносительные величины воздействующих погодных характеристик. Уменьшение величины воздействия 17 июня 1983 г. (рис.17 а) при нормальной относительной влажности воздуха (79%) и количестве осадков 0.9 мм связано с резким падением температуры (с 19 до 11.9°С). С указанной датой сопряжены наибольшие изменения влияния для (1 и 7) вариантов, без существенных изменений для остальных объектов исследования. 20 июня 1983 г. при очередном уменьшении температуры с 9.8 до 4.9°С происходит снижение кривой воздействия по положительной величине первого суперфактора у Siringa sweginzowii и увеличение ингибирования Syringa josikaea (4) (рис.17 б, 18 а). В этот же срок наблюдается увеличение лимитирования и снижение ингибирования у сирени мохнатой, что, вероятно, связано с уменьшением величины относительной влажности (Вс - 56%, Вмн - 37%). В отношении третьего варианта следует отметить, что, обладая весьма неустойчивой величиной воздействия по всем факторным характеристикам, данный образец сирени венгерской не образует существенных пиков и впадин (рис.17 в).

Приведенные примеры изменения уровня воздействия в сопоставлении с погодными характеристиками позволяют адекватно оценить аутэкологические потребности рассматриваемых растений. Первый и седьмой варианты явно реагируют на первую ступень уменьшения температуры воздуха 17 июня 1983 г., второй и четвертый - на вторую ступень понижения 20 июня 1983 г. Следовательно, наиболее адаптировавшийся интродуцент Syringa villosa и аутохтонный вид Salix phylicifolia более тонко реагируют на изменение условий среды и к моменту более значительного понижения температуры восстанавливают прежний уровень взаимодействия, что в некоторой степени обусловлено изменением показателя относительной влажности воздуха. В основном на процесс фолиогенеза влияют три причины: собственная логика развития морфогенетического процесса; комбинаторика метеорологических показателей; абсолютные величины погодных характеристик.

Удельный вес влияния факторов

Рассчитанные коэффициенты сходства метеорологических параметров с суперфакторами позволяют получить информацию о вкладе конкретной погодной характеристики в обшее воздействие относительно рассматриваемого фактора. Собственная величина факторной нагрузки, как было показано в предыдущем параграфе, существенно изменяется на протяжении вегетационного сезона и между различными годами. В целях получения объективных величин воздействия погодных показателей соответствующие им коэффициенты сходства умножаются на среднюю величину факторной нагрузки в данной временной точке. Общая формула расчета с коэффициентом сходства включительно имеет следующий вид:

$$FJ = \frac{\left[\sum_i (1+F_i) f_i - \frac{\sum_i (1+F_i) \sum_i f_i}{n_i}\right] \cdot \sum_i \frac{F_i}{n_2}}{\left[\sum_i (1+F_i)^2 - \frac{\sum_i (1+F_i)^2}{n_1}\right] \left[\sum_i f_i - \frac{(\sum_i f_i)^2}{n_1}\right]},$$

где $i = 1, 2, 3, \ldots$;

FJ – эффект воздействия фактора;

F_i – факторная нагрузка;

f_i – метеорологический параметр;

N_1 – количество сроков наблюдения;

N_2 – количество параметров;

n_i – порядковый номер факторной нагрузки или метеорологического параметра.

Факторные нагрузки, полученные в отдельных временных точках, преобразованы в средние сезонные величины и представлены в таблицах 7–9.

Таблица 7

Факторные нагрузки метеорологических параметров

Показатели	+F1	-F1	+F2	-F2	+F1	-F1	+F2	-F2
				Syringa villosa				
Тс	0.05	0.02	0.04	0.03	0.05	0.02	0.06	0.03
Тмк	0.09	0.04	0.07	0.05	0.09	0.04	0.09	0.05
Тмн	0.02	0.0I	0.05	0.04	0.02	0.0I	0.07	0.03
Тп	0.04	0.02	0.08	0.06	0.04	0.02	0.I0	0.05
T_{-5}	0.02	0.0I	0.05	0.04	0.02	0.0I	0.07	0.03
T_{-I0}	0.03	0.0I	0.05	0.04	0.03	0.0I	0.07	0.03
T_{-20}	0.07	0.03	0.07	0.05	0.07	0.03	0.09	0.05
Ос	0.I3	0.06	0.06	0.05	0.I3	0.06	0.08	0.04
Вс	0.I4	0.07	0.I0	0.08	0.I5	0.07	0.I3	0.07
Вмн	0.I3	0.06	0.II	0.09	0.I2	0.06	0.I5	0.08
Св	0.I0	0.05	0.03	0.03	0.I0	0.05	0.04	0.02
Сс	0.08	0.03	0.04	0.03	0.08	0.03	0.05	0.02
				Syringa sweginzowii				
Тс	0.I4	0.05	0.06	0.03	0.I4	0.07	0.05	0.05
Тмк	0.I4	0.05	0.07	0.04	0.I4	0.07	0.06	0.06
Тмн	0.I3	0.04	0.05	0.03	0.I3	0.07	0.04	0.04
Тп	0.I4	0.05	0.07	0.04	0.I4	0.07	0.06	0.06
T_{-5}	0.I4	0.05	0.07	0.04	0.I4	0.07	0.06	0.06
T_{-I0}	0.I5	0.05	0.06	0.03	0.I5	0.08	0.05	0.05
T_{-20}	0.I7	0.05	0.07	0.04	0.I7	0.08	0.06	0.06
Ос	0.I9	0.06	0.02	0.0I	0.I9	0.09	0.02	0.02
Вс	0.I3	0.04	0.06	0.03	0.I3	0.06	0.05	0.05
Вмн	0.II	0.04	0.06	0.03	0.II	0.06	0.05	0.05
Св	0.I2	0.04	0.08	0.04	0.I2	0.06	0.07	0.07
Сс	0.I2	0.04	0.07	0.04	0.I2	0.06	0.06	0.06

Средние арифметические величины воздействия погодных показателей на рост листа по четырем вышеуказанным факторам позволяют провести оценку значимости условий среды применительно к каждому включенному в эксперимент растению в общем виде. Обобщенные значения в порядке, аналогичном табличному, распределяются следующим образом: первый вариант – 0.075, 0.034, 0.063, 0.049, 0.075, 0.034, 0.083, 0.042; второй вариант – 0.I40, 0.047, 0.062, 0.033, 0.I40, 0.070, 0.053; третий вариант – 0.I00, 0.068, 0.084, 0.05I, 0.I20, 0.068, 0.060, 0.057; четвертый вариант – 0.092, 0.039, 0.096, 0.084,

0.093, 0.063, 0.087, 0.075; седьмой вариант - 0.160, 0.04, 0.071, 0.052, 0.17, 0.056, 0.066, 0.048. В представленных рядах первые четыре числа относятся к 1982 г., последние к 1983. Как видно из приведенной информации, более важную роль в процессе роста листа играют метеорологические условия применительно к аутохтонному виду (7 вариант), который имеет максимальные величины погодного влияния по первому положительному суперфактору. По аналогичным критериям далее следуют Syringa sweginzowii и Syringa josikaea (3), наименьшие значения - Syringa josikaea (4), Syringa villosa, что подтверждает сделанный ранее вывод о наиболее высокой степени автономности двух последних видов. По данным двух вегетационных сезонов, отрицательные метеорологические влияния по первому суперфактору наибольшие у третьего варианта, что объясняет его невысокие адаптивные оценки по фенологическим критериям в условиях Субарктики. У второго варианта отрицательные значения достигают аналогичного уровня только в 1983 г.

Величина воздействия по всему комплексу метеорологических характеристик остается в некоторых случаях абсолютно одинаковой в вегетационных сезонах 1982, 1983 гг. Это отмечается по положительному и отрицательному значениям первого суперфактора сирени мохнатой и сирени Звегинцова по+F1 (табл.7); третий вариант - отрицательная величина, четвертый вариант - положительная первой комплексной причины (табл.8). В данном случае большая стабильность влияния погодных переменных соответствует высшей адаптивности по многолетним фенологическим оценкам, и определяющую роль в этом играет погодная составляющая первого суперфактора. По второму суперфактору отмечаются частые расхождения величин метеорологических нагрузок по сезонам. Когда абсолютного сходства погодного влияния не наблюдается, в подавляющем большинстве происходит значительное количество случаев совпадения по величине и практически всегда по удельному весу метеорологических характеристик.

Приведенные данные позволяют сделать заключение об относительно устойчивом уровне воздействия погоды на фолиогенез интродуцированных сиреней в различные вегетационные сезоны. Если дополнительно подчеркнуть, что метеорологическая ситуация лета 1982 и 1983 гг. существенно различается, то логично определить важнейшим элементом в установлении уровня взаимодействия окружающей среды и объекта собственные способности и потребности растительного организма. Во всех случаях с интродуцированными видами, которые рассматриваются в данном исследовании, можно говорить о стремлении сохранить восприятие погодных причин на постоянном уровне. На примере аутохтонного вида Salix phylicifolia (табл.9) явно прослеживается несколько иная тенденция. Как и в предыдущих случаях, удельный вес воздействия погодных факторов сохраняется, но в 1983 г. отчетливо прослеживается переход на более высокий уровень по первому суперфактору, аналогичное явление происходит и у (3) варианта, но только по положительному значению F1. В данном случае выявляются два различных типа аутэкологической реакции: стремление сохранить уровень взаимодействия с погодными характеристиками (интродуцированные растения); перестройка уровня взаимодействия в зависимости от метеорологической ситуации (аутохтонные). Первый тип вполне рационален в незнакомой среде, но можно предположить, что в некоторых случаях возможен и второй подход, который, по существу, является более прогрессивным.

Обращаясь к таблицам факторных нагрузок метеорологических параметров, можно отметить наиболее существенные погодные характеристики по каждому исследуемому варианту. Для первого варианта таковыми будут влажность и осадки, применительно ко второму - осадки и температура почв (табл.7); (3) вариант -

Таблица 8

Факторные нагрузки метеорологических параметров

Показатели	+F1	-F1	+F2	-F2	+F1	-F1	+F2	-F2
			Syringa josikaea (3)					
Тс	0.I3	0.09	0.08	0.05	0.I5	0.09	0.05	0.05
Тмк	0.I4	0.09	0.06	0.03	0.I6	0.09	0.04	0.04
Тмн	0.I4	0.09	0.06	0.04	0.I6	0.09	0.05	0.04
Тп	0.I8	0.I2	0.07	0.04	0.2I	0.I2	0.05	0.05
$Т_{-5}$	0.08	0.05	0.08	0.05	0.I0	0.05	0.05	0.05
$Т_{-I0}$	0.07	0.04	0.09	0.06	0.07	0.04	0.07	0.06
$Т_{-20}$	0.05	0.04	0.I0	0.06	0.05	0.04	0.07	0.07
Ос	0.I4	0.09	0.09	0.06	0.I5	0.09	0.07	0.06
Вс	0.08	0.05	0.II	0.06	0.09	0.05	0.08	0.07
Вмн	0.06	0.04	0.I2	0.07	0.07	0.04	0.08	0.08
Св	0.08	0.05	0.08	0.05	0.I0	0.05	0.06	0.06
Сс	0.09	0.06	0.07	0.04	0.I0	0.06	0.05	0.05
			Syringa josikaea (4)					
Тс	0.09	0.04	0.II	0.I0	0.I0	0.07	0.I0	0.09
Тмк	0.I0	0.04	0.I2	0.II	0.I0	0.07	0.II	0.09
Тмн	0.05	0.02	0.I2	0.II	0.05	0.04	0.II	0.I0
Тп	0.II	0.05	0.II	0.I0	0.II	0.07	0.I0	0.09
$Т_{-5}$	0.08	0.03	0.I2	0.I0	0.08	0.06	0.II	0.09
$Т_{-I0}$	0.09	0.04	0.I3	0.II	0.09	0.06	0.I2	0.I0
$Т_{-20}$	0.I0	0.04	0.II	0.I0	0.I0	0.07	0.I0	0.09
Ос	0.II	0.05	0.07	0.06	0.II	0.07	0.06	0.06
Вс	0.I2	0.05	0.07	0.06	0.I2	0.08	0.06	0.05
Вмн	0.08	0.03	0.06	0.05	0.08	0.06	0.05	0.04
Св	0.06	0.03	0.07	0.06	0.06	0.04	0.06	0.05
Сс	0.II	0.05	0.06	0.05	0.II	0.07	0.06	0.05

Таблица 9

Факторные нагрузки метеорологических параметров

Показатели	+F1	-F1	+F2	-F2	+F1	-F1	+F2	-F2
	I982 г.				I983 г.			
			Salix phylicifolia					
Тс	0.2I	0.05	0.05	0.04	0.22	0.07	0.05	0.03
Тмк	0.22	0.06	0.05	0.04	0.24	0.08	0.05	0.03
Тмн	0.I7	0.04	0.03	0.02	0.I8	0.06	00.03	0.02
Тп	0.I3	0.03	0.06	0.04	0.I4	0.04	0.05	0.04
$Т_{-5}$	0.I7	0.04	0.I4	0.I0	0.I8	0.06	0.I3	0.09
$Т_{-I0}$	0.I6	0.04	0.I5	0.II	0.I7	0.06	0.I4	0.I0
$Т_{-20}$	0.I5	0.04	0.I8	0.I3	0.I6	0.05	0.I7	0.I2
Ос	0.I6	0.04	0.I0	0.07	0.I7	0.05	0.09	0.07
Вс	0.I3	0.03	0.02	0.02	0.I4	0.04	0.02	0.02
Вмн	0.I2	0.03	0.0I	0.0I	0.I3	0.04	0.0I	0.0I
Св	0.I8	0.04	0.0I	0.0I	0.I9	0.06	0.0I	0.0I
Сс	0.I6	0.04	0.05	0.03	0.I7	0.06	0.04	0.03

температура и осадки, (4) вариант - влажность, осадки, температура, продолжительность солнечного сияния (табл.8); (7) вариант - наиболее важные: температура воздуха и скорость ветра; остальные имеют высокие значения сравнительно с показателями по предыдущим объектам (табл.9). Во всех перечисленных случаях отмечается метеорологический показатель - количество осадков за сутки. Следовательно, данная характеристика распределяется на исследуемые растения как лимитирующий погодный фактор. Оценка воздействия метеокомплекса на фолиогенетическую систему параметров в целом показывает, что адаптировавшаяся в наибольшей степени Syringa villosa имеет самую меньшую зависимость от показателей температурной группы, в других случаях наличие такой зависимости снижает комфортный уровень состояния растительного организма. Рассмотренные выше определения относятся к положительному значению первого суперфактора. Отрицательные величины этой характеристики во всех случаях располагаются строго соответственно, что подтверждает значимость выявленных ведущих метеорологических переменных. Значения второго суперфактора по погодным составляющим с максимальными величинами распределяются следующим образом: первый вариант - Вмн; второй - Св; третий - Вмн; четвертый - T_{-10}; седьмой - T_{-20}. Следует отметить, что относительная влажность воздуха остается существенной и по второму комплексному фактору для первого варианта. Максимальная скорость ветра выражена по величине влияния из интродуцентов только у (2) варианта и у аутохтонного вида, относительная минимальная влажность воздуха становится определителем во второй комплексной причине вместо температуры и количества осадков в первом суперфакторе.

По данным четвертого варианта происходит замена определителя относительной средней влажности на температуру на глубине 10 см и повышается значимость температурного комплекса в целом. Из погодных нагрузок по второму фактору максимальное значение принадлежит температуре на глубине 20 см вместо температур воздуха. Сирень венгерская (4) демонстрирует во втором факторе вклад, равный по величине и даже несколько превышающий метеорологическую составляющую по первому суперфактору. Максимальные отрицательные значения в отношении F2 тоже соответствуют наибольшим положительным величинам. Распределение метеофакторов между ведущими комплексными причинами обнаруживает смещение значимости в группах погодных показателей у двух образцов сирени венгерской, значительное уменьшение метеорологического влияния по второму фактору у Syringa sweginzowii. Сирень мохнатая обнаруживает близкое удельное распределение между F1 и F2, ива филиколистная значительно уменьшает погодные составляющие во второй комплексной причине, сохраняя высокие величины температуры почвы. Как правило, большие нагрузки погодных составляющих по первому суперфактору соответствуют низким значениям этой величины по второму суперфактору.

Анализируя положительное и отрицательное воздействия по первому и второму суперфакторам, можно определить удельный вес погодного комплекса относительно общей факторной нагрузки. Процент метеорологического воздействия вычисляется, исходя из средней факторной нагрузки за сезон, где производится пересчет с использованием ранее полученного погодного воздействия средней величины за соответствующий период времени по каждому рассматриваемому фактору. Таким образом, для 1,2,3,4,7 вариантов по первому суперфактору метеорологические условия составляют (%): 24, 42, 35, 30, 52 ; по второму - 40, 34, 48, 60, 44. Допускаем, что из общего влияния величина воздействия F1 составляет 40%, а F2 - 20% по средним оценкам полученных матриц факторных нагрузок. В таком случае общее погодное влияние по вариан-

там составляет 18, 24, 24, 24, 30% в порядке, используемом выше. Из приведенного ряда погодного воздействия видно, что наивысшую адаптивность по фенологической шкале показывает Syringa villosa, имеющая минимальную зависимость от погодных условий. Оставшиеся три интродуцента имеют равную метеорологическую нагрузку, следовательно, их фолиогенетические процессы зависят от характера распределения аутэкологического воздействия по параметрам растущего листа.

Как видно из приведенных рядов метеорологического влияния, рост и развитие листовой пластинки только в пределах 20-30% определяется погодными условиями вегетационного сезона. Остальная часть причинности может интерпретироваться в основном автономными морфологическими свойствами растений и в некоторой степени влиянием неучтенных факторов. Как отмечалось в предыдущей главе, лист является наиболее контактным с экологической точки зрения, следовательно, остальные органы растения и образуемые ими объединения высших порядков будут иметь еще большую степень автономии.

Широтный анализ фолиогенеза

Анализ роста листа с целью изучения морфогенетических закономерностей в условиях разных широт проводился в трех интродукционных пунктах: Никитский ботанический сад, Ботанический сад Львовского государственного университета, Ботанический сад Латвийского государственного университета. Сбор эмпирической информации осуществлялся на начальных этапах формирования листовой пластинки после раскрывания почек, и это условие выдерживалось во всех ботанических пунктах. Описание фолиогенетического процесса проводилось с использованием параметрического комплекса, отработанного в субарктических условиях. Метрические процедуры проводились ежедневно, при этом одновременно решались задачи выявления формообразующих структурных процессов и их суточная динамика. При планировании и реализации исследовательской работы стержневым объектом, аналогично району Кольского полуострова, являлась Syringa josikaea, остальные единицы эксперимента использовались в рамках сопоставления.

Географическое сравнение корреляций (Ялта, Львов, Рига, Апатиты)

Исследование закономерностей связи в условиях разных широт предполагает решение задач двух типов: во-первых, сравнение объектов в пределах одного географического пункта и, во-вторых, аналогичная процедура сопоставления между различными интродукционными точками. Первый тип рассматривается на основе анализа динамических характеристик, поскольку изучение проводится в аналогичной для всех вариантов обстановке окружающей среды и может быть определен как временной способ аналитического подхода. Во втором случае хронологические явления в чистом виде не актуальны по причине существенных различий в характере прохождения и последовательности воздействующих причин, в частности метеорологических. В таких случаях необходима некоторая аналогия пространственных представлений полученных результатов, роль которой в данном случае играет корреляционное размещение параметров относительно друг друга. Результирующая информация связей представлена в виде орбитальных систем корреляций, динамическое размещение которых используется для сопоставлений первого типа и временного разброса во втором случае.

Ялта. В данном географическом пункте фолиогенетические исследования проводились в весенний период, который характеризуется невысокой температурой, значительной влажностью и неустойчивой погодной ситуацией, что закономерно для данного времени в районе Ялты. Оценка параметрического комплекса по величинам связи во временном аспекте проводилась аналогично рассмотренным ранее орбитальным системам корреляции. Элементы параметрической системы распределяются следующим образом: структурные - I,2,4,5,6,8,9; системные - 3, 7, I0,I2; сопутствующие - II. В конечных временных точках отмечается наличие значимых положительных корреляций по всем морфогенетическим характеристикам листа. Наличие отрицательных корреляций показывает степень обособленности характеризуемого параметра, значимые отрицательные величины по частоте встречаемости в отдельных сроках и порядковому номеру фолиогенетической характеристики образуют хорошо интерпретируемые распределения. Для данного случая: 7,2,9,I0,I2,4,II, куда входят параметры, демонстрирующие наличие значимых отрицательных корреляций в половине сроков или более. Таковыми характеристиками являются: поверхностная плотность на сырую массу, ширина, площадь, объем, коэффициент заполнения поверхности, сырая масса, коэффициент удлиненности листа. С точки зрения ранее приведенной классификации обособленные в отношении некоторых элементов системы описания параметры могут иметь различные статусы.

Орбитальные системы корреляций, расположенные в динамике, позволяют обнаружить суточные изменения в распределении параметрических точек по показателям связи. Рассмотрим изменение параметрических корреляций по принципу анализа входа точек орбитальных систем в зону значимых величин. Изложение будет проводиться по количеству достоверных величин A-L при последовательном сопоставлении ближайших точек. Представление количественного рассмотрения связей по срокам приводится в виде извлечений по каждому варианту исследования, это к тому же удобно при сравнении растений в пределах одного интродукционного пункта.

(14) Syringa josokaea	+52	40	27	37	70	42
	-8	II	I2	I8	I	6
(11) Syringa wolfii	+40	46	46	50	43	49
	-32	I8	36	6	I6	20
(12) Syringa villosa	+28	40	38	38	42	55
	-I6	2	6	3	4	2
(13) Syringa velutina	+34	36	58	62	40	28
	-20	4	7	2	I6	II
(15) Lonicera tatarica	+30	54	34	50	38	35
	-I4	I0	8	2	20	2

Значимые положительные и отрицательные корреляции в количественном выражении расположены после соответствующих знаков, основной вариант (I4) приводится в первую очередь, аутохтонным видом в данном случае является жимолость татарская (I5). Полученные ряды показывают существенные изменения числа корреляций в течение суток и отсутствие общих тенденций по всем исследуемым растениям, что объясняется различными биологическими особенностями данных растительных организмов. Почти во всех случаях, за исключением Lonicera tatarica, максимальному количеству положительных корреляций соответствует минимальное отрицательных значений. Средние периодические величины числа значимых показателей связи позволяют сделать заключение, что наибольшие значения положительных и отрицательных величин свойственны Syringa wolfii,

которая слабо цветет и иногда плодоносит, что свидетельствует о низкой адаптивности. Напротив, аналогичные минимальные значения присущи аутохтонному виду и Syringa villosa, имеющими наиболее высокие адаптивные показатели. Средние значения, сохраняя порядок изложения (II,I5,I2), получаются следующие: 46.I; 40.9; 40.6, тринадцатый и четырнадцатый варианты занимают промежуточное положение при значениях: 43.I0; 45.9. В этих данных первой приводится положительная величина, второй - отрицательная.

Возвращаясь к динамике орбитальных систем корреляций Syringa josikaea, следует охарактеризовать изменения состояний по срокам. Первые четыре фигуры в общем виде сходны и отличаются перестройками отдельных параметров. I4 апреля происходит резкое изменение системы связей параметрической системы листа, что обусловлено наступлением периода активного роста. При этом отрицательные значимые корреляции по количеству уменьшаются до одной, что соответствует максимизации морфогенетического процесса. В последующем сроке напряженность параметрической связи значительно уменьшается по величине и количеству, переходя к наиболее естественному состоянию, которое характеризуется достаточным числом значимых корреляций без приближения к максимальной величине и, следовательно, большей надежностью. Сопоставление исследуемых растений, произрастающих на территории Никитского ботанического сада, позволяет заключить, что адаптивное состояние характеризуется системой корреляционных показателей или количеством значимых связей.

Львов. В Ботаническом саду Львовского государственного университета сбор эмпирической информации проводился в период начальных стадий экзогенного роста листа. Сравнивая по схеме, аналогичной объектам Ялтинского географического пункта, приведем классификацию параметров описания фолиогенеза: структурные - I,2,8,9,I0; системные - 3,4,5,6,7,II,I2; другие категории отсутствуют. Наличие значимых положительных корреляций отмечено для всех фолиогенетических параметров во втором и пятом сроках. Распределение по обособленности выглядит следующим образом: 2,3,7,II,I2,5,9 параметры. Извлечения, начиная с аутохтонного образца сирени венгерской, представляются так же, как и в преднидущем параграфе.

(18) Syringa josikaea	+38	45	39	36	50	42	I6
	-8	8	2I	I2	8	I2	I4
(16) Viburnum lantana	+30	32	42	40	32	33	36
	-5	I0	2	I0	I8	I8	I2
(17) Ribes carpaticum	+35	46	42	46	43	34	24
	-0	4	I0	4	8	8	6
(19) Syringa josikaea	+45	46	40	42	59	54	50
	-I6	I5	I6	22	25	7	22
(20) Syringa josikaea	+38	34	50	50	44	58	30
	-I0	I4	9	22	8	50	I0

В данном интродукционном пункте исследования организованы по схеме, отличной от других географических точек в широтном направлении. Поскольку Львов является наиболее приближенным местом к естественному ареалу сирени венгерской, предстояло рассмотреть вопрос о значимости видовой принадлежности и происхождении в адаптивном состоянии растительного организма. Для решения поставленных задач были использованы три объекта Syringa josikaea: I8,I9,20 варианты, первый из которых является аутохтонным образцом, два последних интродуцированы в Львовском ботаническом саду. Вторая цель, которая преследовалась при данном планировании исследований - сравнение состояний

аутохтонных видов различного систематического происхождения. С этой целью, помимо указанной сирени венгерской (I8), в набор объектов исследования включены Viburnum lantana, Ribes carpaticum, которые являются представителями местной флоры.

Как видно из приведенных извлечений, интродуценты имеют значительно большее количество отрицательных значимых корреляций, которые существенно изменяются. Как и в предыдущем случае, общие тенденции в динамике корреляционных построений не обнаружены. Обобщение по средним периодическим приводит к разбиению совокупности объектов на две различающиеся группы. Первая - аутохтонные виды I6,I7,I8 с меньшим количеством значимых положительных и отрицательных корреляций, которые имеют следующие значения: 35,II; 39.6; 38.I2. Вторая - интродуцированные растения I9,20 при соответствующих значениях: 48.I8; 43.I8. Следовательно, в данном интродукционном пункте аутохтонные виды с точки зрения коррелятивного описания при наличии некоторых незначительных различий весьма близки. Сопоставление на видовом уровне (I8,I9,20 варианты) показывает существенные различия растений, негомологичных в географическом смысле.

Динамика орбитальных систем Syringa josikeae (I8) демонстрирует более рассредоточенное расположение корреляционных точек, чем в Никитском ботаническом саду, что свидетельствует о благоприятном состоянии данного образца в условиях максимально приближенных к естественным. Относительно плотное распределение параметров в координатах связи можно отметить во втором и пятом сроках, максимальное скопление в незначимой области в седьмом сроке. В первых двух случаях увеличение корреляционной плотности связано с моментами интенсивного роста, седьмой срок является примером пассивного состояния параметрической системы листа.

Рига. Фолиогенетический анализ на территории Ботанического сада Латвийского государственного университета проводился на начальных стадиях роста листа. Классификация параметрического комплекса указанной интродуцированной сирени венгерской имеет следующий вид: структурные - I,2,4,6,7,8,9,I0; системные - 3,5,II; сопутствующие - I2. Оценка по обособленности показывает, что по всем морфогенетическим параметрам в большинстве сроков отмечаются значимые отрицательные коэффициенты корреляции. В значительно большей степени это свойство присуще коэффициенту удлиненности и несколько в меньшей коэффициенту заполнения поверхности. Извлечения, начиная с сирени венгерской, имеют следующий вид:

(24) Syringa josikaea	44	40	37	52	60	60	40	48
	I0	I0	2I	I6	I4	22	22	I6
(21) Syringa velutina	49	48	34	72	42	5I	47	49
	I9	I0	I6	I8	I5	26	I8	I7
(22) Syringa wolfii	26	6I	40	57	54	67	73	54
	7	I0	22	26	6	I8	32	I7
(23) Syringa villosa	4I	48	46	42	46	40	50	45
	I0	6	6	4	I4	I0	I2	9
(25) Syringa sweginzowii	46	46	66	66	34	66	76	57
	8	I6	24	4	I6	2	6	II
(26) Amelanchier rotundifolia	37	37	56	54	28	46	40	43
	0	6	2	4	26	2	4	6

Как и в предыдущих интродукционных пунктах, закономерной общей корреляционной динамики по всем исследуемым объектам не обнаружено. Можно отметить,

что максимальное количество высоких, низких положительных и отрицательных корреляций расположено во второй половине срока. Следовательно, вторая часть начального периода фолиогенетического анализа имеет большее число характерных пик корреляционных точек, что соответствует интенсивному развитию и росту листа в данный временной интервал.

Средние арифметические величины количества положительных и отрицательных корреляций, вычисленные за период проведения фолиогенетического анализа, позволяют разбить исследуемые объекты на три группы. Минимальное число отмечено для аутохтонного вида Amelanchier rotundifolia (43.6) и Syringa villosa (45.9); в скобках указано среднее количество отрицательных и положительных корреляций, достигающих достоверных значений. Среднюю группу составляют Syringa josikaea (48.I6) и Syringa velutina (49.I7). Максимальные значения фиксируются по среднему количеству положительных достоверных корреляций у Syringa wolfii (54.I7) и Syringa sweginzowii (57.II). Следует отметить, что последняя группировка по среднему значению количества достоверных отрицательных корреляций относительно промежуточной группы (24,2I) не подтверждает их дальнейшего увеличения. Следовательно, благоприятное состояние растительного организма соответствует наименьшему количеству значимых корреляций, что в свою очередь может быть использовано в целях оценки адаптивного состояния.

Использованные для анализа графические представления позволяют обнаружить меньшее разнообразие орбитальных систем корреляций по срокам, чем в предыдущих интродукционных пунктах при сравнении экземпляров сирени венгерской. Наибольшая плотность обнаружена в пятом и шестом сроках, минимальная отмечается в третьем сроке при относительно небольших диапазонах изменчивости. Таким образом, можно заключить, что общее состояние представителей вида Syringa j. в условиях Ботанического сада Латвийского государственного университета более детерминировано, чем в Ялте и Львове.

Апатиты. В целях обеспечения сравнительного анализа на протяжении всего широтного профиля в коллекции Полярно-альпийского ботанического сада-института были выполнены аналогичные извлечения и расчеты на примере Syringa josikaea (4). Учитывая аномальность и существенный сдвиг по времени фолиогенеза в вегетационный сезон I982 г., были использованы данные по начальному десятидневному периоду роста листа в I983 г., который является нормальным по метеорологическим оценкам лета. Соответствующее извлечение по пяти срокам выглядит таким образом:

(4) Syringa josikaea	54	68	59	55	68
	I4	22	I2	28	30

Как видно, корреляционная плотность в данном случае является весьма высокой и стабильной по срокам, среднее количество достоверных положительных и отрицательных величин равна 6I и 2I. В целях сравнительного анализа целесообразно рассмотреть корреляционные изменения Syringa villosa и Syringa sweginzowii, которые сопоставимы с аналогичными видами других интродукционных пунктов.

(1) Syringa villosa	58	58	58	7I	6
	24	28	32	7	
(2) Syringa sweginzowii	50	68	70	70	
	I8	I7	38	29	

Представленные корреляционные количественные плотности, как и в предыдущих случаях, охватывают начальный период экзогенного фолиогенеза. Следует

отметить, что численные значения достаточно велики и изменяются в небольших пределах, средние арифметические величины достоверных положительных и отрицательных корреляций по количеству равны 61,23 и 65,26 для первого и второго вариантов. Как видно из приведенных данных, в условиях Кольской Субарктики начальные этапы роста листа находятся под контролем высоких устойчивых коррелятивных отношений. Растения, достигающие высоких показателей адаптивности (I,4 варианты), имеют минимальные значения количества достоверных положительных и отрицательных корреляций в интервале начального фолиогенеза.

Корреляционные характеристики роста листовой пластинки по четырем географическим пунктам представляют собой информацию, которая приведена к адекватному виду и в этом смысле формализована, что позволяет провести сравнение в широтном направлении.

Сравнительный анализ. Динамическое сопоставление исследуемых растений не позволяет выявить основных тенденций и закономерностей, общих для всех объектов данного географического пункта. Очевидно, что это связано с индивидуальными особенностями фолиогенетического процесса каждого анализируемого вида. Общие закономерности были выявлены в результате проведенного широтного изучения. Сопоставимость обосновывается аналогичным фенологическим состоянием во всех интродукционных пунктах и проводится по видовому принципу. Соотносительный анализ целесообразно начать с поиска различий в организации системы связей параметров растущего листа сирени венгерской в различных интродукционных пунктах, классификация которых представлена в таблице 10.

Таблица 10

Распределение фолиогенетических параметров по значимости в системе связей

Пункт интродукции	Элементы		
	структурные	системные	сопутствующие
Ялта	I,2,4,5,6,8,9	3,7,I0,I2	II
Львов	I,2,8,9,I0	3,4,5,6,7,II,I2	-
Рига	I,2,4,6-I0	3,5,II	I2
Апатиты	I-4; 6-I0	5,I2	II

Классификация фолиогенетических параметров, относящаяся к субарктическим условиям, составлена по четырем первым срокам и по этой причине существенно отличается от аналогичного представления табл.6.

Сравнение в широтном географическом аспекте по результатам табл.10 вполне отчетливо обнаруживает существенные различия в корреляционной организации географически различных объектов. Прежде всего следует отметить, что минимальный структурный ряд относится к сирени венгерской, которая расположена в непосредственной близости от ареала естественного распространения и является, по существу, аутохтонным видом. Это же растение характеризуется наибольшим числом системных элементов, что интерпретируется как способность сохранять нежесткую общую систему корреляций и, следовательно, гармоничный рост. Подтверждением последнего заключения служит полное отсутствие сопутствующих элементов в условиях Ботанического сада Львовского государственного университета. В остальных пунктах интродукции наблюдается большее количество структурных и меньшее - системных элементов при участии одного сопутствующего, которым является коэффициент удлиненности (II) или коэффициент заполнения поверхности (I2). Структура многочисленней в условиях Никитского

ботанического сада, сравнительно с Львовским, и далее, по мере продвижения на север, значительно наращивается при уменьшении чисто системных параметров. Следовательно, в оптимальных условиях корреляционная система параметров растущего листа отличается наличием минимального количества структурных единиц. По мере удаления от естественного ареала происходит усложнение структурного элемента с параллельным уменьшением системной группы параметров. В целом это означает увеличение структурной корреляционной плотности.

Продолжением корреляционного рассмотрения является анализ средних значений количества достоверных положительных и отрицательных связей в интервале начального фолиогенеза, которые представлены в табл.II.

Таблица II

Количественная характеристика фолиогенетических связей географических объектов аналогичной видовой принадлежности*

Вид	Ялта	Львов	Рига	Апатиты
Syringa velutina	43/I0	-	49/I7	-
Syringa wolfii	46/2I	-	54/I7	-
Syringa villosa	40/6	-	45/9	6I/23
Syringa sweginzowii	-	-	57/II	65/26
Syringa josikaea	45/9	38/I2	48/I6	6I/2I

* среднеарифметические величины.

Количественная корреляционная плотность, согласно табл.II, показывает закономерности, аналогичные полученным с использованием структурной корреляционной плотности. От Ялты к Львову происходит уменьшение количества достоверных положительных коэффициентов, затем существенное увеличение в более северных пунктах по характеристикам сирени венгерской. В данном примере для сопоставления в Ботаническом саду Львовского государственного университета используется аутохтонный образец Syringa josikaea. Если использовать интродуцированные в этом географическом пункте растения сирени венгерской с количественными плотностями 48 и 43 ;(I9, 20 варианты), то в целом тенденция сохраняется с некоторым приближением к образцу из Никитского ботанического сада. Применительно к остальным видам сирени отмечается увеличение количественной плотности в северном направлении. Отрицательные корреляции по количеству проявляют аналогичные свойства в широтном направлении, исключение составляет сирень Вольфа на территории Никитского ботанического сада. Следует подчеркнуть, что Syringa villosa, имеющая наивысшие баллы адаптивности в Полярно-альпийском ботаническом саду, в Ялте, Риге и Апатитах характеризуется наименьшей количественной плотностью. Следовательно, данный вид с адаптивной точки зрения является сравнительно более надежным и перспективным для интродукции.

Географическое сравнение факторных отображений (Ялта, Львов, Рига, Апатиты)

Анализ комплексного воздействия на фолиогенез Syringa josikaea в широтном направлении проводится по всем интродукционным пунктам с использованием факторных зон влияния. В целях сопоставления с аналогичными информативными моментами в условиях Кольской Субарктики использовались факторные зоны влияния параметрической системы листа Syringa josikaea (4) в вегетационном сезоне I983 г. При этом для адекватности сравнения учитываются только первые четыре срока. Отмечено, что во многих случаях величина зон влияния существен-

но не изменяется, следовательно, начальный период роста листа включает основной набор состояний по воздействию. Такое положение соответствует весенне-летнему переходному периоду с неустойчивой метеорологической ситуацией.

По характеру размещения в факторных осях и конфигурации зоны влияния позволяют характеризовать причинную обусловленность фолиогенетического параметра. Перемещение по факторным осям демонстрирует величину воздействия, размеры зоны соответствуют количественному (в пределах одной четверти координат) и качественному (с координатами в разных четвертях) разнообразию влияния. Учитывая вышесказанное, зоны влияния можно подразделить на четыре типа: лимитируемые (ЗЛ) - при максимальных положительных факторных нагрузках; детерминированные (ЗД) - при максимальных нагрузках и высокой плотности точек; широкие зоны (ЗШ), охватывающие значительную площадь; автономные зоны (ЗА), находящиеся в начале координат.

Ялта. По аналогии с корреляционным анализом по каждому интродукционному пункту рассмотрим факторные зоны влияния (ФЗВ). Распределение параметров по четырем типам выявленных ФЗВ в условиях Никитского ботанического сада представлено в табл.I2.

Таблица I2

Классификация фолиогенетических параметров по ФЗВ (Ялта)

Вид	ЗЛ	ЗД	ЗШ	ЗА
((11) Syringa wolfii	2,4,9,I0	I	5-8;II,I2	3
(12) Syringa villosa	6,9,I0	I,4,5	2,8	3,7,II,I2
(13) Syringa velutina	I,2,6;8-I0	4,5	3,I2	7,II
(14) Syringa josikaea	I,2,6,9,I0	4,5,8	3,7	II,I2
(15) Lonicera tatarica	I,2,8	4,5,9,I0	6,7	3,II,I2

Как видно из представленных распределений, наибольшее количество автономных фолиогенетических параметров имеет высокоадаптивная Syringa villosa. Максимальное число широких факторных зон влияния отмечается у Syringa wolfii, которая по фенологическим оценкам находится в неблагоприятном состоянии. По количеству детерминированных характеристик аутохтонный вид Lonicera tatarica занимает ведущее положение, что интерпретируется как специализация к условиям произрастания данного географического пункта. Тринадцатый и четырнадцатый варианты в ординационном ряду по адаптивности имеют промежуточное положение и весьма сходны между собой. Рассматривая параметры по всем вариантам исследования, можно в обобщенном виде распределить их по группам: ЗЛ - I,2,6,9, I0; ЗД - 4,5; ЗШ - 7; ЗА - 3,II,I2. Восьмой параметр (поверхностная плотность на сухую массу) представлен в группах ЗЛ-ЗД-ЗШ и не классифицируется однозначно.

Львов. Решая аналогичные задачи в Ботаническом саду Львовского государственного университета, рассмотрим табл.I3.

Таблица I3

Классификация фолиогенетических параметров по КЗВ (Львов)

Вид	ЗЛ	ЗД	ЗШ	ЗА
(16) Viburnum lantana	I,2,4,6,7,9,I0	-	II,I2	3,5,8
(17) Ribes carpaticum	2,4,6,I0	I,9	II,I2	3,5,7,8
(18) Syringa josikaea	I,2,4,6,9,I0	-	I2	3,5,7,8,II
(19) Syringa josikaea	I,2,4,6,7,9,I0	-	3,5,II,I2	8
(20) Syringa josikaea	4,6,9,I0	-	I,2,3,II,8	5,7,I2

В данном случае многочисленная группа ЗА и минимальная ЗШ отмечается у аутохтонных растений (I6-I7). Сравнивая между собой объекты указанной совокупности, можно отметить, что сирень венгерская (I8) находится в наиболее благоприятном состоянии, поскольку содержит максимальное количество фолиогенетических параметров в группе ЗА и минимальное - в группе ЗШ. Следовательно, факторные зоны влияния могут использоваться для определения состояния и адаптированности растительного организма. Эта возможность весьма информативна, когда оценки с применением подходов, основанных на внешних проявлениях, являются неточными или нерезультативными. Детерминированные зоны в условиях Львовского ботанического сада фиксируются для I и 9 характеристик листа аутохтонного вида смородины карпатской. Распределение параметров по зонам в данном географическом пункте выглядит следующим образом: ЗЛ - I,2,4,6,9,I0; ЗД - 0; ЗШ - II,I2; ЗА - 3,5,7,8.

Рига. Распределение фолиогенетических параметров по факторным зонам влияния в условиях Ботанического сада Латвийского государственного университета представлено в табл.I4.

Таблица I4

Классификация фолиогенетических параметров по ФЗВ (Рига)

Вид	ЗЛ	ЗД	ЗШ	ЗА
(21) Syringa velutina	2,9,I0	4,6	I,3,7,8,II,I2	5
(22) Syringa wolfii	I,2,3,4,6, 8-I0	-	5,7,II,I2	-
(23) Syringa villosa	I,2,6	4,9,I0	5,II	3,7,8,I2
(24) Syringa josikaea	I,6,9,I0	2,4,5,8	3,7,I2	II
(25) Syringa sweginzowii	I,2,4,6,9,I0	-	3,7,8,II	5,I2
(26) Amelanchier rotundifolia	I,2,4,6,I0	9	3,7,8	5,II,I2

В данном случае максимальная численность графы ЗА принадлежит Syringa villosa и аутохтонному виду Amelanchier rotundifolia, эти же объекты имеют наименьшее количество параметров, которые описываются широкими зонами. Общее количество ЗШ по всем видам по сравнению с предыдущими географическими пунктами существенно увеличилось. Число фолиогенетических характеристик с детерминированными зонами относительно Львовского интродукционного пункта тоже возросло. Проводя сравнительный анализ в условиях Ботанического сада Латвийского государственного университета и используя оценки по ЗА и ЗШ, можно сделать заключение, что в данном случае наиболее благоприятное состояние у сирени мохнатой, противоположное у Syringa velutina. По типам зон характеристики, описывающие рост листовой пластинки, можно разместить таким образом: ЗЛ - I,2,6,9,I0; ЗД - 0; ЗШ - 3,7,8,II; ЗА - 5; смешанный тип факторных зон влияния характерен в данном случае 4 и I2 параметрам.

Апатиты. В субарктических условиях рассмотрим факторные зоны влияния на примере I-4; 6,7,I0 вариантов по данным вегетационного сезона I983 г. (табл.I5). Таким образом, представляется возможным провести соотносительное рассмотрение вариантов различной систематической принадлежности с существенно различающимися адаптивными состояниями.

Представленные результаты позволяют отметить, что в условиях Кольской Субарктики значительно увеличивается число ЗШ-параметров и уменьшается количество ЗА-характеристик. Следовательно, факторные зоны влияния адекватно фиксируют ухудшение условий произрастания древесных растений в коллекции Полярно-альпийского ботанического сада по отношению к предшествующим интродук-

Таблица I5

Классификация фолиогенетических параметров по ФЗВ (Апатиты)

Вид	ЗЛ	ЗД	ЗШ	ЗА
(1) Syringa villosa	2,4,6,9	-	I,3,5,7,8, I2,I0	II
(2) Syringa sweginzowii	I,4,6,9,I0, 5	2	3,7,8,II,I2	-
(3) Syringa josikaea	I,2,4,6,9, I0	-	5,7,8,II	I2,3
(4) Siringa josikaea	I,2,4,6,9, I0	-	7,8,II	3,5,I2
(6) Salix schwerini	4,6,9,I0	-	I,2,3,5,7, 8,II,I2	-
(7) Salix phylicifolia	I,2,3	4,6,9,I0	5,7,8	II,I2
(10) Tilia cordata	I,7,8	2,4,6,9,I0	5,II	I2,3

ционным пунктам. Максимальное количество параметров с широкими зонами относится к наиболее адаптивным вариантам (I,6) по критериям внешних многолетних фенологических наблюдений. Наибольшее число ЗД-параметров отмечается, как и в предыдущих широтных точках, у аутохтонного вида Salix phylicifolia, но следует отметить, что аналогичная ситуация свойственна Tilia cordata, которая характеризуется весьма низкой адаптивностью. К тому же у этих растений фиксируется сходное распределение фолиогенетических характеристик по типам зон, особенно по детерминированной. Исходя из приведенных выше положений, можно заключить, что в Субарктике успешность адаптации обусловливается способностью к существованию и рациональному использованию диапазона условий произрастания, что соответствует в формализованном виде обширным факторным зонам влияния. Естественно, что такое состояние следует определить как напряженное, и у растений, возможности которых позволяют произрастать относительно успешно при таком положении, на уровне фенологических оценок негативные эффекты не проявляются. ЗД-параметры определяются как критические и хорошо выявляются по размерам факторных зон влияния при наличии графических представлений.

Следовательно, таким путем можно идентифицировать неустойчивые элементы параметрической системы и консервативные, для которых характерны детерминированные зоны. Вероятно, стратегии достижения оптимального состояния у растений-интродуцентов на севере и в зонах, расположенных южнее, существенно отличаются. На юге наиболее благоприятного состояния достигают виды, близкие по характеристикам к аутохтонным (специализация), на севере адаптируются интродуценты, которые обладают способностью к функционированию в широких пределах (универсализация).

Можно заметить весьма сходное распределение параметров по типам зон у третьего и четвертого вариантов, что объясняется их родственностью (табл.I5).

Сравнительный анализ. По всему профилю в широтном направлении проанализируем факторные зоны влияния на образцах сирени венгерской по графическим представлениям. В общем виде, как и при рассмотрении орбитальных систем корреляции, отмечается увеличение ФЗВ по мере удаления от ареала естественного распространения. Количество автономных зон уменьшается при перемещении в аналогичном направлении. Наиболее сильно отмеченные тенденции выражены в субарктических условиях. В аспекте изменения зон влияния в широтном направлении отдельные фолиогенетические параметры являются более информативными. К таковым относится содержание сухого вещества, которое по типу относится к ЗД в

Ялте, ЗА - во Львове, ЗД - в Риге и ЗШ - в Апатитах по второму суперфактору. В последнем случае классификация проводится на основе всех сроков, а сама зона влияния содержит группировки ЗД и ЗА. Поверхностная плотность на сырую массу в направлении - Ялта-Апатиты - приобретает следующие классификации: ЗШ, ЗА, ЗШ, ЗШ. Особенно большая факторная зона влияния соответствует самому северному интродукционному пункту. Поверхностная плотность на сухую массу в аналогичном направлении принимает типы: ЗД, ЗА, ЗД, ЗШ. Коэффициент удлиненности по факторной зоне влияния приобретает максимальные значения в условиях Полярно-альпийского ботанического сада. Следовательно, по объектам Syringa josikaea наиболее изменчивыми параметрами по воздействию являются 5,7,8,II, из которых первые три - важнейшие для жизнедеятельности листа и побега. Сопоставление объектов в широтном направлении по видовому принципу показывает весьма существенное расхождение в распределении фолиогенетических характеристик по типам зон, особенно на удаленных географических пунктах.

Глава 4. МОРФОГЕНЕЗ ПОБЕГА

Системный морфогенез побега

Комплекс морфологических характеристик на уровне целостного побега включает существенно большее количество параметров описания, чем при изучении фолиогенеза, даже в случае использования наиболее простого набора показателей. В данном исследовании мы имеем дело с несколькими подсистемами, которые в свою очередь предполагают наличие нескольких переменных величин. После предварительной оценки для морфогенетического изучения побега было отобрано четыре типа подсистем, исключая рассмотренный ранее рост листа текущего сезона (табл.3). В свою очередь формирующийся побег может быть дифференцирован на три типа параметров, различающихся пространственно: апикальная почка (ОА), пазушная почка (ОВ), собственно ось (О). В целом органогенетическое описание образует группу из I9 характеристик (I3-3I), согласно табл.3. Как указывалось в методической части, все метрические процедуры проводились под микроскопом, затем полученные относительные величины были переведены в миллиметры с использованием соответствующей сетки. Структура исследований настоящей главы была построена таким образом, чтобы можно было определить элементы связи и функциональные параметрические объединения формирующегося побега во временном аспекте; значимость формирующегося листа на развитие всего побега; охарактеризовать степень автономности подсистем и их отдельных параметров в интегрированной системе описания побега.

Органогенез

Изучение элементов побега проводилось на примере Syringa villosa, Syringa sweginzowii, Syringa josikaea (3), Syringa josikaea (4), которые использовались для морфологического анализа в вегетационный сезон 1980-1982 гг

(табл.3). Сбор и фиксация побегов проводились в период роста листа для последующего соотносительного рассмотрения на уровне целого побега.

У всех рассматриваемых растений образование и формирование листа и цветочных органов происходит в течение двух вегетационных сезонов. В первый год - закладка в пазухах функционирующих листьев (внутрипочечное развитие), в последующем сезоне начинается экзогенный рост, который заканчивается естественным отмиранием. Описанный порядок применим только к листовым образованиям, которые происходят без задержек в развитии и главным образом относится к фолиогенезу апикального типа. Онтогенетические явления отмечены только в почках, расположенных в замыкающей верхней части удлиненного побега. Указанный тип почек геометрически отличается от аналогичных образований вегетативного типа меньшим коэффициентом удлиненности. Следовательно, приведенные морфологические закономерности могут служить доказательством явного проявления апикального доминирования. Анализ почек, проведенный на ранее указанных объектах, позволил обнаружить два типа почек морфолого-функциональной принадлежности: генеративно-вегетативные и вегетативные. Приуроченность первых отмечена тройной апикальностью: верхняя периферийная часть куста, ветви и побега.

Образование цветочных зачатков у всех исследуемых видов происходит после окончания роста листа в течение недели. К этому моменту заканчивается цветение и начинается период нового онтогенеза. Следовательно, в отличие от фолиогенетического процесса существование соцветий настоящего и последующего года не накладывается по времени. После завершения вегетационного сезона генеративно-вегетативные почки полностью сформированы и в таком состоянии они переносят период покоя. В начале вегетационного сезона по данным 1980-1982 гг. диаметр цветка по вариантам составляет (мм): первый вариант - 1.4, 0.78, 0.70; второй вариант - 0.75, 0.56, 0.22; третий вариант - 1.3, 0.35, 0.62; четвертый вариант - 0.88, 0.43, 0.45. Можно отметить, что степень сформированности, показателем которой в данном случае является величина диаметра, к началу вегетационного сезона существенно изменяется по годам. Во всех случаях максимальные размеры цветка зафиксированы весной 1980 г., что обусловлено благоприятной погодной ситуацией вегетационного сезона 1979 г. Относительно более высокой ступени развития во всех случаях достигает Syringa villosa, которая характеризуется показателями наивысшей адаптивности по фенологическим данным. Онтогенетическая стабильность, которая служит весьма распространенным показателем благоприятного состояния растительного организма, принципиально отличается от качественных и количественных характеристик цветения. Применительно к этому следует подчеркнуть, что некоторые стабильно цветущие растения, в данном случае четвертый вариант, ежегодно вступают в генеративное состояние, но имеют низкую обильность. Напротив, Syringa josikaea (3) в отдельные вегетационные сезоны при относительно невысоких адаптивных показателях формирует крупные цветки и соцветия. Таким образом, фенологические критерии используют уровень годичного периодического обобщения и не отражают внутрисезонное состояние.

Линейные размеры тычинки и пестика, аналогично диаметру цветка, являются прогрессирующими параметрами в течение вегетационного сезона. Метрической характеристикой андроцея являются длина (АА) и ширина (АВ) пыльника; гинецея - общая длина пестика (ПА) и ширина столбика (АПВ), согласно органогенетическим параметрам табл.3. Начальные и конечные значения онтогенетического комплекса (27-31 параметры) в течение вегетационного сезона представлены в табл.16.

Таблица I6

Онтогенетические параметры в краевых точках, мм

Вариант	АД	АА	АВ	АПА	АПВ
			I980 г.		
I	I.4/4.0	0.9/2.65	0.5/I.25	0.55/4.I5	0.I3/0.60
2	0.75/2.4	0.78/3.I	0.58/I.0	0.28/3.25	0.43/0.25
3	I.3/4.8	0.84/3.2	0.70/I.4	0.35/4.0	0.2I/I.0
4	0.88/I.67	0.48/I.5	0.42/0.68	0.I4/I.55	0.I7/0.25
			I98I г.		
I	0.78/5.I	0.34/2.8	0.35/I.I0	0.I8/6.0	0.I2/0.30
2	0.56/4.7	0.39/3.7	0.39/I.05	0.20/5.9	0.35/0.30
3	0.35/5.7	0.I5/3.4	0.I0/I.55	0.I7/5.7	0.24/0.28
4	0.43/5.4	0.3I/I.7	0.3I/0.90	0.II/4.7	0.24/0.45
			I982 г.		
I	0.70/I.0	0.3I/0.7	0.34/0.40	0.I7/0.9	0.I8/0.I8
2	0.22/0.45	0.20/0.2	0.29/0.29	-	-
3	0.62/I.I0	0.20/I.0	0.29/0.70	I.26	I.26
4	0.45/I.30	0.I7/0.8	0.24/0.58	0.I4/I.0	0.22/0.33

ПРИМЕЧАНИЕ. Числитель - начало роста цветения зачатков; знаменатель - окончательное максимальное значение.

На протяжении трех рассматриваемых вегетационных сезонов в подавляющем большинстве случаев Syringa josikaea (3) достигает наибольших размеров онтогенетических параметров, несмотря на некоторое отставание в начале вегетационного сезона I98I г. Приведенные данные свидетельствуют о том, что (3) вариант, цветение которого на протяжении длительного периода наблюдений фиксируется не ежегодно, во многих случаях имеет более развитые генеративные элементы. Абсолютные геометрические оценки в данном случае не имеют видовой принадлежности, поскольку (4) вариант аналогичный, систематически существенно отличается по размерным характеристикам онтогенетического комплекса.

Две тычинки, прикрепленные к трубке венчика, в процессе роста цветка перемещаются от цветоложа к верхней периферийной части пластинки лепестка, что способствует эффективному пылению. Выдвижение пестика происходит за счет собственного роста столбика и завязи, общая высота которых, по данным табл.I6, увеличивается многократно. Четыре семенозачатка, которые образуются в завязи, во многих случаях имеют неодинаковое развитие, что свидетельствует о неблагоприятных условиях семяобразования, применительно к рассматриваемым сиреням, в субарктических условиях. Негативные условия I982 г. ингибировали развитие андроцея и гинецея, что отразилось на величине окончательных размеров пыльников и пестика и полное отсутствие последних у второго варианта.

Динамические характеристики развития субапикального (II) и медиального (III) типов почек (I3-I8 параметры, табл.3) не могут быть определены как стабильно прогрессирующие в течение вегетационного сезона. На протяжении летнего периода они не обнаруживают признаков устойчивого роста листьев, расположенных во внутренней части почек. В отдельные временные моменты происходит возрастное изменение эндогенных листовых пластинок, которое имеет импульсионный характер и демонстрирует явную тенденцию старения к концу вегетационного сезона у субапикального типа почек. Медиальный тип по листовым характеристикам размерных и хронологических тенденций не проявляет. Оценки последне-

го вида изменений проводились с использованием коэффициента удлиненности, который достаточно адекватно описывает возрастное состояние листа. Развитие второго и третьего типа почек может продолжаться длительный период с постоянным замедлением и последующим переходом к покоящемуся типу. Только в отдельные неблагоприятные сезоны, когда развитие почек апикального типа замедляется, происходит распускание и экзогенный рост резервных субапикальных и медиальных листьев. Указанный тип листовых пластинок существенно отличается по форме, поскольку происходит резкое непропорциональное увеличение в длину, что приводит к образованию инфантильной конфигурации. В данном случае, вероятно, можно говорить о временном переходе, поскольку эндогенное состояние характеризуется большей возрастностью с небольшими значениями коэффициента удлиненности. Затем вступление в функционирующее состояние приводит к быстрому удлинению листовой пластинки, следовательно, происходит омоложение. Форма листа при этом получается грушевидной, состоящей из верхней округленной, относительно архаичной, части и нижней - прогрессирующей с вытянутой конфигурацией. Приведенные морфологические описания свидетельствуют о том, что в отличие от апикального типа листьев, формирование и рост которых происходит в течение двух вегетационных сезонов, субапикальные и медиальные могут использовать многолетние интервалы непериодического типа.

Рост нового побега начинается практически одновременно с экзогенным формированием листовой пластинки, и характеристика длины оси стебля является прогрессирующей динамической величиной. В 1980-1982 гг. окончательные размеры длины побега по вариантам распределяются следующим образом: первый - 124, 68, 126 мм; второй вариант - 57, 101, 155 мм; третий вариант - 114, 93, 271 мм; четвертый вариант - 61, 85, 184. Основываясь на приведенных данных, можно отметить, что максимальные линейные приращения отмечены по всем вариантам в 1982 г., который по своим метеорологическим характеристикам считается неблагоприятным. Сопоставляя полученные данные с показателями онтогенетического развития, можно констатировать, что вегетативный и генеративный рост в различные вегетационные сезоны находится в противофазах по показателям интенсивности.

Количество узлов на удлиненном побеге (25 параметр) по вариантам распределяется следующим образом: первый вариант - 4-5(3), второй вариант - 4-5(3,7); третий вариант - 4-5(6,8), четвертый вариант - 4-5. В целом этот показатель относительно стабилен и по всей видимости имеет систематическую информативность. В сравнительном аспекте можно отметить, что Syringa villosa имеет тенденцию к уменьшению узлов, Syringa josikaeae (3) - к увеличению, Syringa sweginzowii имеет примеры уменьшения и увеличения, Syringa josikaea (4) демонстрирует колебания в пределах одного узла и в этом отношении наиболее стабильна. Приведенные выше данные по двадцать пятому морфогенетическому параметру располагаются следующим образом: через интервал представлены ведущие значения, в скобках - отклоняющиеся. По данной характеристике можно отметить, что сохранение количества узлов на побеге соответствует постоянству представленности генеративной фазы и адекватно высокой адаптивности по фенологическим критериям.

Формирование нового побега изучалось не только по абсолютному линейному размеру, но и с привлечением морфологического анализа эндогенного развития листьев апикальной (ОА) и медиальной (ОВ) почек. Конечные величины длины листа по сезонам 1980-1982 гг. можно представить для каждого объекта исследований соответственно: первый - 2.85, 2.36, 1.90; второй - 1.84, 2.25, 1.95; третий - 2.36, 2.68, 2.41; четвертый - 2.20, 2.46, 1.57 мм. Минималь-

ные значения, как и в предыдущих случаях, отмечаются для неблагоприятных условий 1982 г., только у первого и четвертого вариантов, в остальных случаях величины длины листа близки к минимальным. Следовательно, условия вегетационного сезона 1982 г. оказывают отрицательное воздействие на внутрипочечный рост. Оценки по коэффициенту удлиненности свидетельствуют о большем вызревании апикальных листьев к концу вегетационного сезона. Листья медиальной почки на вновь формирующемся побеге с точки зрения размерных характеристик являются величинами прогрессирующими с относительно умеренно выраженным трендом к завершающим стадиям фолиогенеза. Тем не менее именно в год образования происходит наиболее интенсивный рост данного типа почек, наиболее развитые из которых дают начало новым побегам, а значительная часть переходит в категорию резервных. Образование новых апикальных почек по времени может опережать в недельном интервале появление медиальных (1,2 варианты) или происходить одновременно с недельным запаздыванием относительно первых двух видов (3,4 варианты).

Органогенетическое описание побега позволяет вскрыть комплекс пространственных и временных явлений, которые даже с использованием простых параметрических оценок образуют систему взаимоотношений различного уровня. Очевидно, что в конечном итоге система прямых и обратных связей приводит к формированию общего габитуса древесного растения и становлению архитектоники кроны.

Корреляционный комплекс побега

В целях построения системы связи на уровне побега использовалась матрица начальной информации, которая включала морфологические параметры. Распределение полученных данных осуществлялось по срокам морфогенеза с последующим объединением результатов 1980-1982 гг. в единый временный ряд, который составил 15, 15, 14, 13 точек сбора совмещенной по времени с фолиогенезом эмпирической информации для 1,2,3,4 вариантов. Значимыми на 95%-ом доверительном уровне при указанных объемах выборки будут коэффициенты корреляции, превышающие значения 0.51, 0.51, 0.53, 0.55 по каждому объекту в порядке, аналогичном вышеуказанному. При настоящем подходе было важно выявление существующих связей побега с использованием принятой параметрической системы описания, следовательно, рационально ограничиться рассмотрением значимых положительных корреляций.

При таком подходе отчетливо просматриваются параметры, которые не имеют значимых связей с основным комплексом морфогенетических показателей. По вариантам исследования они распределяются в данном порядке: первый - 25; второй - 3,25; третий - 3, 7, 11, 24, 25; четвертый - 3, 7, 12, 21. Из них самым несистемным является толщина листа, которая имеет значимую положительную корреляцию только у Syringa villosa с коэффициентом заполнения поверхности. Перечисленные выше характеристики, за исключением 24 параметра, по всем интродуцированным сиреням имеют минимальное количество корреляций, или, как указывалось ранее, отмечается их полное отсутствие. В целом общее морфогенетическое описание побега составлено с охватом существенного количества взаимосвязанных показателей, и полное отсутствие значимых корреляций на всех исследуемых объектах не отмечено ни по одному параметру. Наименьшее количество несвязанных характеристик фиксируется у Syringa villosa, обладающей наибольшей адаптивностью по многолетним фенологическим оценкам. С учетом увеличения числа некоррелирующих параметров объекты морфогенетического иссле-

дования можно расположить в порядке: I,2,4,3. Данный ряд соответствует макроморфологическим характеристикам приспособленности, полученным на основе наблюдений, проводимых в течение ряда лет. Распределение связей по параметрам характеризует корреляционную организацию каждой интродукционной сирени, рассматриваемой в настоящей работе. Используя несвязанные характеристики как параметры, разделяющие корреляционный массив (ПР), можно охарактеризовать растения в общем виде с точки зрения построения системы связей. Количество значимых коэффициентов по отношению к общей корреляционной матрице в порядке возрастания номера варианта распределяется следующим образом (%): 22, 27, 27, 24. Емкость матрицы связи, исключая диагональный элемент, составляет 930 коэффициентов, т.е. I% соответствует девяти значимым корреляциям.

Таким образом, различие в один процент следует признать существенным. По показателям количественного участия морфогенетических параметров ординация исследуемых объектов в порядке увеличения вклада: I,4,2,3; последние два имеют одинаковые величины. Сравнительно с распределением по некоррелирующим параметрам произошла перестановка (4 и 2) вариантов, которые по многолетним оценкам в адаптивном смысле достаточно близки. Существенно различающиеся (I и 3) варианты весьма устойчиво сохраняют свое положение в ординационном ряду. Следовательно, большее количество значимых корреляций на уровне целостного побега снижает адаптивную стабильность и фенологическую надежность растительного организма. Приведенные понятия близки по содержанию, но в причинно-следственной цепи последнее служит для определения первого, которое может включать и другие подходы оценивания.

Возвращаясь к параметрам-разделителям (ПР) корреляционного массива, можно констатировать, что Syringa villosa, имеющая наименьшее количество некоррелирующих параметров, весьма часто содержит примеры единичных связей. Кроме того, данный вид имеет только две морфологические характеристики (8,20) с одиннадцатью значимыми связями. Дополнительно к вышесказанному отмечается образование плотной корреляционной группы только по онтогенетическим характеристикам (27-3I). В аспекте рассмотрения одиночных связей ординация принимает такую форму: I,2,4,3 в порядке уменьшения при фактических величинах 6,3,3,I. Получилось распределение, полностью адекватное первой, приведенной в данном параграфе ординации, и в основном сходное с вышеуказанным рядом. Корреляционная организация, которую наиболее отчетливо можно продемонстрировать на примере наиболее адаптивной сирени мохнатой, обобщая отмеченные закономерности, имеет несколько уровней построения. Во-первых, наличие значимых корреляций по всем морфогенетическим параметрам, за исключением количества узлов на формирующемся побеге (25), свидетельствует о высокой степени целостности. Во-вторых, связь в нескольких случаях осуществляется за счет единичных парных корреляций, что позволяет, не теряя связующего единства, оперировать нежесткими корреляциями, которые не вызывают перестройки по многим параметрам или образуют замкнутые пары (I6-I7). Данное свойство является одной из составляющих пластичности. В-третьих, образование плотных групп с большим количеством связей, которые менее представлены у первого варианта, увеличивает вероятность серьезных изменений в интервалах критических периодов. Отмеченное качество входит в состав понятий, которые характеризуют надежность. Корреляционная организация Syringa josikaea (3) существенно отличается от рассмотренной системы связей Syringa villosa; второй и третий варианты занимают промежуточное положение. Следует отметить, что приведенные характеристики по порядку распределения объектов исследования соответствуют многолетним фенологическим оценкам, это объясняется использованием

объединенного морфогенетического ряда данных 1980-1982 гг., следовательно, уровень обобщения аналогичен.

Группа фолиогенетических параметров у сирени мохнатой (I-I2) обладает наименьшим количеством значимых корреляций с характеристиками других морфогенетических групп побега. Главным образом обнаружены связи с показателями формирующегося побега и только содержание сухого вещества и поверхностная плотность на сухую массу коррелируют с онтогенетическими описывающими переменными. Следовательно, рост и развитие листовой пластинки первого варианта в сравнительно небольших пределах влияют на вхождение растительного организма в генеративную фазу и несколько больше на формирование нового побега. Пятый и восьмой фолиогенетические параметры, связанные с развитием цветочных зачатков, характеризуют сухую фракцию листовой пластинки, что, по-видимому, связано с образованием цветообразующего комплекса флоригена. В остальных вариантах связанность фолиогенетического комплекса параметров, а следовательно и его значимость на уровне морфогенеза всего побега, значительно выше. Характеристики листа Syringa sweginzowii не имеют значимых коэффициентов корреляции с почкой медиального типа (Ш), что соответствует I6-I8 параметрам. Аналогичная ситуация отмечена и для Syringa villosa с добавлением длины субапикального листа (I3). В отношении Syringa josikaea (4) отчетливо определяется отсутствие связи листа с почкой субапикального типа (П), I3-I5 параметры. Сохраняя аналогичный порядок рассмотрения, применительно к Syringa josikaea (3) фиксируется отсутствие связей фолиогенетической группы с I3-I8 морфогенетическими характеристиками, которые относятся ко второму и третьему типам почек. Таким образом, рост и развитие субапикальных и медиальных почек являются процессами, наиболее несвязанными в пределах целостного морфогенеза побега. У третьего варианта есть отсутствие связи фолиогенетической группы с 2I показателем (коэффициент удлиненности апикального листа формирующегося побега), в остальных случаях, исключая ранее рассмотренные примеры с ПР, листовая пластинка имеет важное значение для роста и формирования элементов побега.

Продолжим рассмотрение двух групп сопутствующих почек (П и Ш тип) с точки зрения имеющихся связей. В первом варианте I4 характеристика (ширина субапикального листа) коррелирует с апикальной и медиальной почкой (20,22), полным онтогенетическим комплексом (27-3I) и 2I параметр (коэффициент удлиненности апикального листа формирующегося побега) связан с I8 показателем анализируемой группы. Во втором варианте развитие сопутствующих почек коррелирует с 2I и 3I, в третьем - только с 2I морфогенетическими характеристиками побега, (4) вариант по второму и третьему типам почек значимо связан с формирующимся побегом (22, 24, 25 характеристики) и шириной пыльника (29). Следовательно, субапикальные и медиальные почки являются весьма обособленными не только по отношению к фолиогенетическим, но и остальным показателям морфогенетического развития, за исключением связи с онтогенетическим комплексом по I4 параметру у первого варианта.

Рассмотрим параметрическую группу формирующегося побега (I9-26) в порядке увеличения номера исследуемого объекта. В первом варианте оцениваемые характеристики главным образом связаны с цветочными образованиями. В остальных случаях количество связей распределяется относительно равномерно между фолиогенетическими и онтогенетическими характеристиками. Дополнив, что данная группа характерна наличием небольшого количества внутренних корреляций, которые составляют 2I, I6, I6, 22% (I-4) по отношению к общегрупповому количеству, можно обоснованно сделать заключение об объединяющей функции параметров побега.

До настоящего момента проводился анализ межгрупповых корреляций с точки зрения функциональной оценки групп целесообразно рассмотреть внутригрупповые отношения аналогично объединению формирующегося побега. Фолиогенетическая группа имеет собственно-групповые корреляции с общими: 69, 42, 46, 38% по (I-4) вариантам, соответственно (I-I2 параметры). Группа сопутствующих почек (I3-I8 параметры): 27, 55, 9I, 33%; онтогенетические - 4I, 20, 22, 35% (27-3I параметры). Наибольшее количество внутригрупповых связей у (I и 4) вариантов отмечается по фолиогенетической группе, у (2 и 3) вариантов - по комплексу второго и третьего типов почек. Эти две группы морфогенетических параметров являются максимально насыщенными внутренними корреляциями по общим оценкам, т.е. они могут быть определены как наиболее замкнутые. Далее по количеству собственных корреляций следует онтогенетическая совокупность параметров, и наименьшее число фиксируется по характеристикам формирующегося побега. Приведенные оценки демонстрируют различную степень автономности и на этой основе позволяют классифицировать морфогенетические группы.

Онтогенетическая группа имеет сравнительно компактный вид по всем исследуемым вариантам, отличия заключаются в ее размерности. Набор значимых корреляций по интродуцированным сиреням представлен рядом: 49, 59, 60, 40; минимальное количество имеет стабильно цветущий вид Syringa josikaea (4), максимальное - Syringa josikaea (3) с периодичным вхождением в генеративную фазу. В целях определения отношений между фолиогенезом и онтогенезом были рассчитаны процентные составляющие корреляций листовых показателей в общем числе связей цветка. Эти данные представляются следующим образом: I2, 56, 53, 38% по (I-4) вариантам исследования. Наименьшая зависимость отмечается у Syringa villosa, которая стабильна по фенологическим характеристикам. Следовательно, в данном случае развитие аутэкологически зависимого листа в незначительной степени отражается на формирование цветочных зачатков. В остальных случаях фолиоонтогенетическое влияние приобретает существенные размеры, что подтверждает зависимость развития элементов цветка от роста листовой пластинки данного года. Кроме того, обнаруживается явная связь между новыми формирующимися листьями и онтогенезом, которая имеет меньшее количество связей, но показывает важность листового роста для развития цветка на протяжении двух сезонов.

Распределение значимых связей параметрической системы побега позволяет отметить существенные различия в общей корреляционной организации наиболее адаптивного первого варианта и остальных исследуемых сиреней. Прежде всего следует подчеркнуть, что сирень мохнатая представлена наименьшим количеством длинных корреляционных строк по отдельному параметру. Такие характеристики можно определить как объединяющие параметры и статус им присваивается - 8 (поверхностная плотность на сухую массу) и 20 (ширина апикального листа формирующегося побега) параметрам. Длину в одиннадцать позиций имеют 5, 22, 28, 29 характеристики; оставшиеся представлены более короткими рядами. Применительно к другим растениям отмечается большое количество показателей, которые можно определить как объединяющие параметры или близкие к ним по величине корреляционной строки. Структурная сущность подобных построений имеет непосредственное отношение к понятиям целостности и надежности. Во-первых, целостность параметрических групп Syringa villosa осуществляется за счет небольшого количества объединяющих параметров, в то время как в остальных случаях связь создается на основе многочисленных корреляций. Во-вторых, надежность при немногочисленных объединяющих параметрах обеспечивается за счет того, что исключается необходимость множественных корреляционных перестроек при

морфогенетическом нарушении одной из групп. Высокие адаптивные показатели сирени мохнатой обеспечиваются сохранением целостности при достаточно высокой надежности. Кроме того, указанные объединяющие параметры (8, 20) по сравнению с другими морфогенетическими характеристиками являются менее вариабельными, т.е. более надежными. Очевидно, общая надежность суммируется из отдельных составляющих, которые вносят свой вклад в целостность на конкретных неформальных и формальных уровнях низших порядков.

Факторный комплекс побега

В целях проведения многомерной классификации морфогенетических параметров побега внешних причин на морфогенетические параметры всего побега с последующей их классификацией матрица начальной информации с временным разбросом данных, аналогичным корреляционному исследованию, была обработана методом главных осей факторного анализа. Полученные в результате счета факторные структуры существенно отличаются от рассмотренных фолиогенетических не только репрезентативностью на уровне побега и количеством анализируемых переменных, но и характером разброса данных. Если при изучении роста листа в течение вегетационного сезона использовался пространственный разброс, то в данном случае среднеарифметические величины по каждому сроку выстраивались в объединенный ряд за 1980-1982 гг. Результаты проведенных расчетов представлены на рис.19-20 а,б, где оси У и Х соответственно представлены первым (F1) и вторым (F2) суперфакторами, которые, как и при фолиогенезе, обусловливают основную долю воздействия. Существенным преимуществом используемого подхода является тот факт, что распределение каждого параметра в факторной плоскости производится с учетом его корреляций с остальной частью морфогенетических характеристик.

Во всех рассматриваемых случаях максимальную факторную нагрузку по первому суперфактору несут листовые параметры: 1,2,4,6,9,10. Четвертый и шестой являются сырой и сухой массой, остальные - длина, ширина, площадь и объем листа, Таким образом, в данную группу входят обобщающие геометрические и ве-

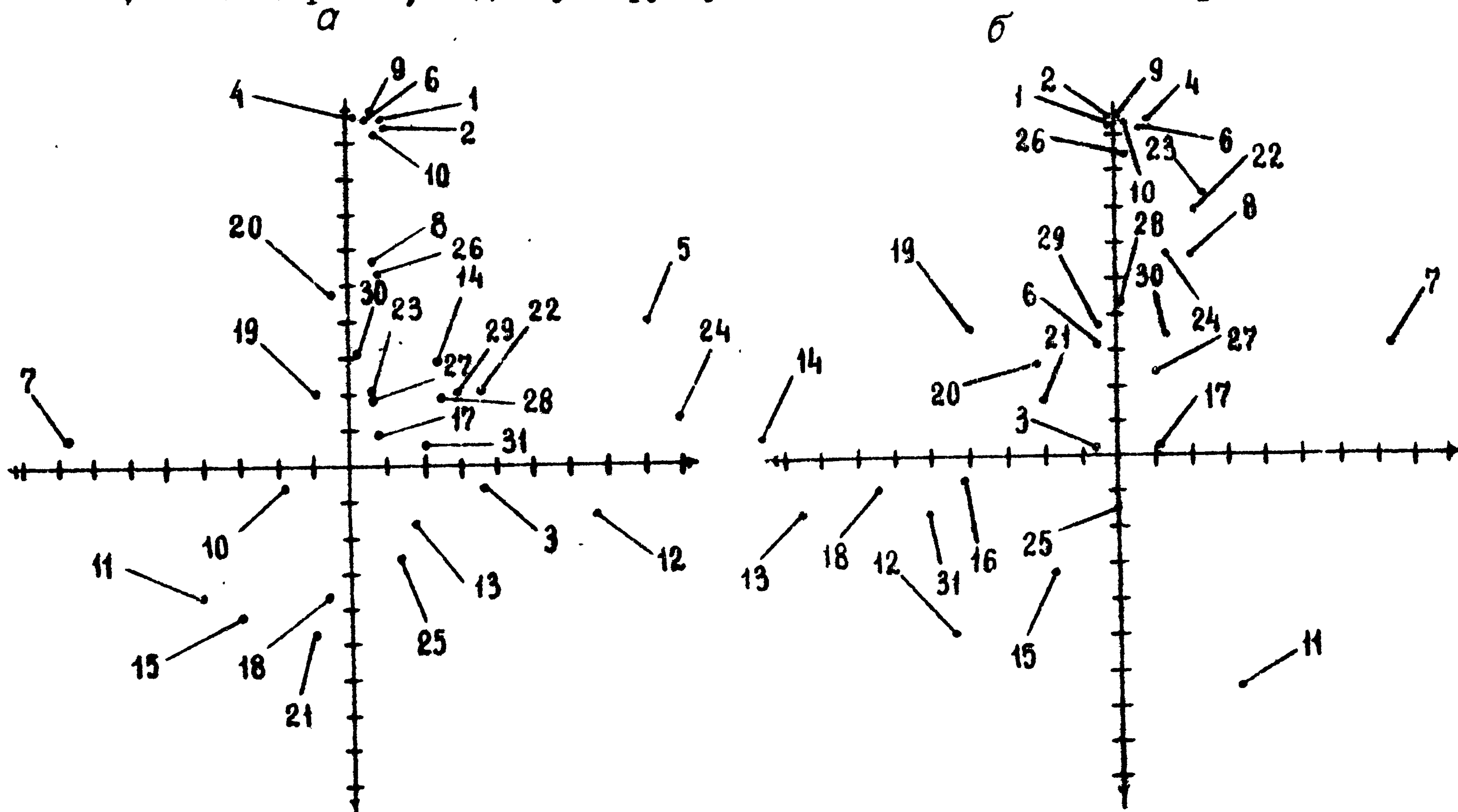


Рис.19. Объединенная факторная параметрическая структура элементов побега.

а - Syringa villosa; б - Syringa sweginzovii,

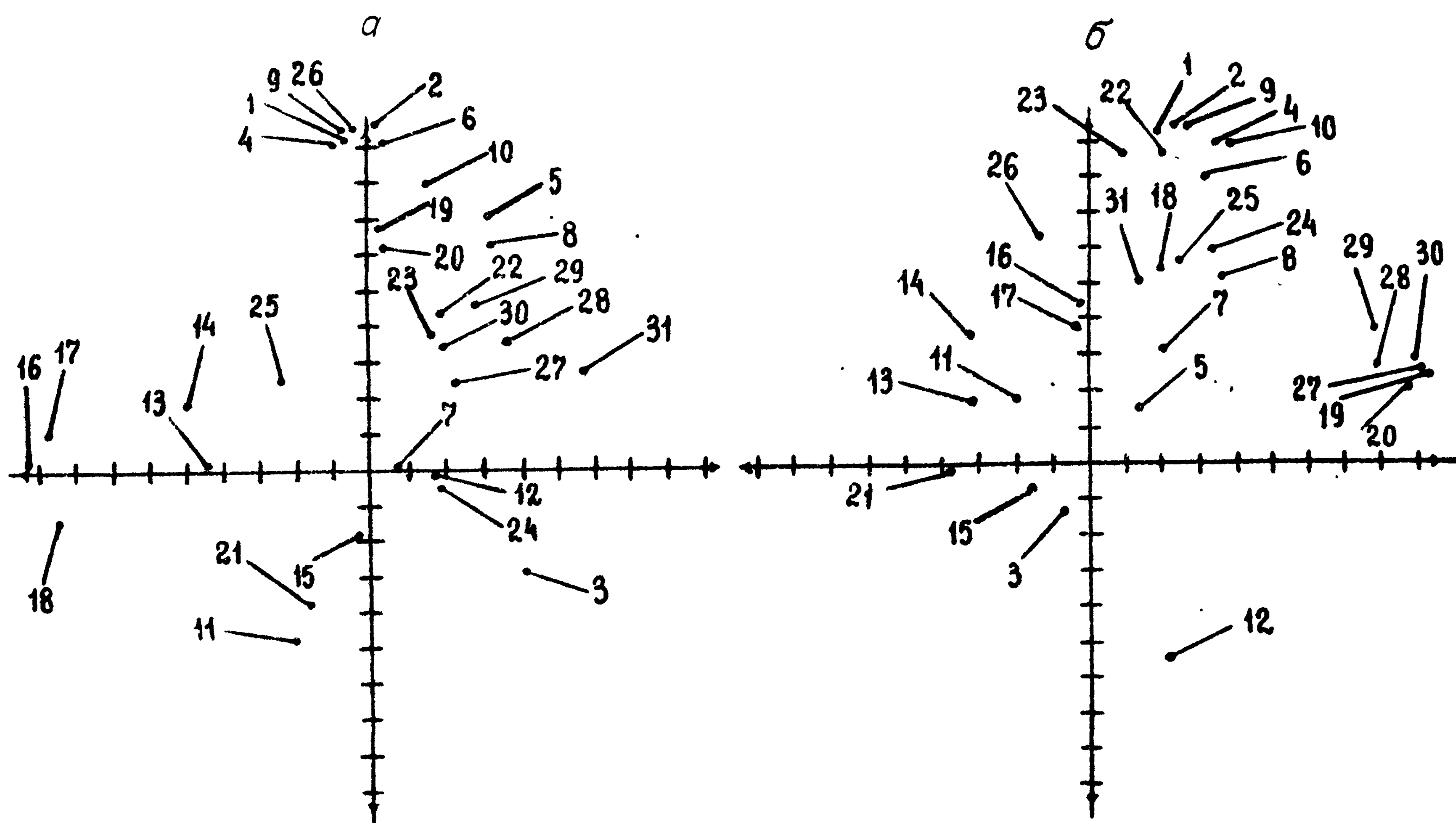


Рис.20. Объединенная факторная параметрическая структура элементов побега.

а – Syringa josikaea (3); б – Syringa josikaea (4).

совые параметры. Оставшаяся часть листовых параметров может быть дифференцирована на группу пропорциональных весовых (5,7,8) и пропорциональных геометрических (II,I2) параметров, за исключением толщины листа (3). В группу указанных показателей у (2 и 3) вариантов входит 26 характеристика (длина побега), в остальных случаях (I,4 варианты) этот показатель занимает ближайшее положение к фолиогенетической группе. Следовательно, лист по основному комплексу параметров испытывает максимальные воздействия внешних причин и является наиболее восприимчивым органом побега. Отличительной особенностью Syringa josikaea (4) является смещение фолиогенетической группы по второму суперфактору в положительной части и включение в этот кластер 22 и 23 переменных, которые соответствуют длине и ширине медиального листа формирующегося побега. Близкое координатное положение рассматриваемых характеристик у Syringa sweginzowii (рис.I9 б). Таким образом, в некоторых случаях по реакции на внешнее воздействие к функционирующему листу данного вегетационного сезона приближается длина оси побега и размеры среднего листа формирующегося побега.

Устойчивое координатное положение по всем вариантам сохраняет поверхностная плотность на сухую массу (8) и коэффициент удлиненности субапикального листа (I5). Первая величина является ядром факторного комплекса исследуемых интродуцированных сиреней, поскольку она имеет большое количество значимых корреляций с параметрами побега.

Сопоставляя полученные значения факторных нагрузок, вычисленные на уровне целостного побега и полученные в результате фолиогенетического анализа, можно констатировать, что листовые параметры существенно не изменили своего положения. Морфогенетический анализ побега подтвердил функциональную важность листа на более высоком уровне биологической организации при использовании другого типа разброса данных. Фолиогенетическая значимость разбивается на участие в общем процессе органогенеза и наибольшую аутэкологическую контактность.

Морфологические характеристики второго и третьего типов почек распределяются весьма разбросанно в факторных осях (I3-I8 параметры). Применительно

к резервным почкам можно говорить о приуроченности к отрицательному воздействию второго суперфактора (рис.19 б, 20 а) у Syringa sweginzowii, Syringa josikaea (3). В первом варианте отмечается ингибирование по F1 (рис.19 а), во втором - положительное воздействие первого комплексного фактора. Следовательно, настоящий тип почек в морфогенезе побега не имеет определенной приуроченности, что подтверждает выводы, полученные в предыдущем параграфе на основе корреляционного анализа. Аналогичное заключение можно распространить на характеристики формирующегося побега (19-26 параметры), который, как отмечалось ранее, выполняет связующую функцию.

Относительно компактный кластер формируется онтогенетическими параметрами (27-31), которые главным образом размещаются в положительной части первого и второго суперфакторов. Исключение составляет второй вариант, у которого присутствие показателя ширины пыльника (29) в отрицательной части и ширины столбика пестика (31) в ингибирующей четверти по двум комплексным причинам объясняет несформированное состояние или полное отсутствие андроцея и гинецея в неблагоприятные годы. Отличительное расположение характеристик цветка фиксируется у Syringa josikaea (4) (рис.20 б), где онтогенетические параметры образуют наиболее плотный кластер и находятся под максимальным воздействием второго суперфактора. В остальных случаях влияние осуществляется главным образом за счет первого суперфактора. Степень зависимости морфогенеза цветка от воздействия наиболее существенной первой комплексной причины значительно меньше, чем у листа. Таким образом, онтогенез является более автономным процессом, чем фолиогенез. В сравнительном аспекте по вариантам исследования можно отметить, что наименьшие факторные нагрузки, а следовательно, большая степень автономности роста и развития цветочных морфологических элементов присуща Syringa villosa, которая имеет наибольшую адаптивную стабильность по фенологическим оценкам (рис.19 а). Второй и третий варианты несут большее влияние F1, что соответственно снижает показатели многолетней оценки адаптивности.

Как видно на графических представлениях (рис.19, 20 а), в группе онтогенетических параметров или близко к ним расположены размерные характеристики медиального листа формирующегося побега. Следовательно, у (1, 2, 3) вариантов рост листа данного типа и цветка контролируется причинами аналогичными. В четвертом варианте исследования 22 и 23 характеристики имеют причинность, сходную с фолиогенетическими переменными. Вероятно, в последнем случае тенденция медиального типа почек к образованию автономных резервных листовых розеток менее выражена, что приводит к формированию нормальных листьев. В остальных случаях происходит резервирование и задержка вступления листьев в состояние функционирования в год, следующий за начальным заложением.

Таким образом, дифференциация факторного комплекса позволяет определить две устойчивые параметрические группировки в пределах побега, которые связаны пространственно. Таковыми являются характеристики, описывающие онтогенез и переменные (основная часть) фолиогенетического описания. Очевидно, что данные обособленные органы побега имеют различную причинность роста и развития. Величины, характеризующие формирующийся побег и почки резервного типа, не образуют плотных устойчивых кластеров в факторном пространстве.

Взаимосвязь элементарных и комплексных составляющих формирующегося побега

Под элементарными единицами в настоящей работе подразумеваются параметры, описывающие морфогенетический процесс и составляющие его эмпирическую основу. Эти характеристики в свою очередь образуют совокупности, которые могут формироваться и выделяться на основе различных принципов. Прежде всего образование параметрических групп соответствует традиционно определяемым структурам: почки, побеги, листья и т.д., которые являются, по существу, морфологическими единицами. Далее следует отметить интеграцию по принципу функциональной сопряженности, что объединяет характеристики, которые коррелируют между собой. Пространственные и функциональные группировки имеют хронологические показатели существования, что приводит к выделению временного типа совокупностей, который можно рассматривать не только в связи с двумя первыми, но и самостоятельно.

Таким образом, определяются три типа интеграции элементарных составляющих: пространственная, функциональная, временная. Касаясь комплексных единиц, следует отметить, что они могут быть не только трех указанных типов по аналогии с элементарными или их комбинациями, но и межуровневыми, которые могут формироваться по различным принципам. Очевидно, что однозначное определение класса параметра и тем более совокупности морфогенетических характеристик невозможно, но использование классификационного описания облегчает задачу логического построения. При этом следует учесть, что формирование параметрических группировок зависит от метода математической обработки данных. В настоящей главе производится попытка анализа элементарных и межуровневых отношений по основным направлениям в рамках морфогенеза побега.

Свойства параметрических систем

В предыдущих главах параметрический комплекс листа и формирующегося побега рассматривался в различных аспектах с использованием нескольких методов математической обработки эмпирической информации. Во всех случаях при решении поставленных задач проводились классификации и ординации, которые, по существу, являются реализацией системно-структурного подхода. В ходе анализа параметрических объединений обнаружены качества, которые адекватно отражают биологическую сущность исследуемых растений и логически переплетаются с существующими в морфогенезе представлениями.

Линейный фолиогенетический анализ позволил провести разделение используемых характеристик по размерным уровням и систематизировать их с точки зрения порядка численных значений. Полученная таким образом размерная система близка к понятию количественных характеристик различных структурных уровней (Жирмунский и др., 1981). Дифференциация совокупности параметров на основе величин их собственных значений является одним из самых простых способов построения классификации и может быть определена как размерная система комплекса фолиогенетических показателей. На данном уровне обнаружены явления пересечения и параллельности, в условном смысле этих понятий, которые присущи характеристикам растущего листа и имеют непосредственное отношение к адаптивному состоянию растительного организма. Отмеченные свойства определяются как гармоничные и соответствуют согласованному развитию параметров листовой пластинки. Определенные таким образом свойства имеют непосредственное отношение к понятию симметрии не только в пространственном, но и более

широком смысле (Эллиот, Добер, 1983). Гармоничное развитие в конечном счете приводит к полному вызреванию листа и не ограничивается показателями одной из параметрических группировок, которые могут свидетельствовать о частичном достижении стадии зрелости. Следовательно, размерные параметрические системы обладают свойствами гармонии и сравнительной симметрии.

Приступая к рассмотрению корреляционных параметрических систем, следует отметить, что взаимозависимость определяет соотносительное развитие функциональных и пространственных параметров (Шмальгаузен, 1983). Следовательно, системы связи аналогично с размерными включают в себя свойства гармонии и симметрии, которые могут быть дополнены классифицируемостью для двух указанных типов параметрических объединений. Последнее свойство применимо для внутреннего разбиения и целостной характеристики системы, что в свою очередь обеспечивает сравнимость комплекса показателей. Помимо перечисленных общих свойств корреляционные системы обладают пластичностью и жесткостью. Отмеченные понятия имеют весьма многообразные проявления и подтверждают важность взаимосвязей в жизни растительного организма (Юрцев, 1976; Шмальгаузен, 1983). При проведении интродукционных и экологических оценок с использованием критериев, соответствующих определяемым свойствам, представляется возможным выявлять состояние растения и перспективы его существования в новой среде. Отмеченные оценки целесообразно проводить на листовой пластинке, поскольку структура листа-надежный диагностический признак (Гамалей, 1984), что переносится не только на анатомические, но и, как было показано в предыдущих главах, на параметрические структуры. Потенциальные возможности адаптации в новых условиях обеспечиваются корреляциями между признаками (Бессчетнова, 1983), а точнее корреляционными модификациями в условиях интродукционного эксперимента. Изменение связей приводит к морфологическому разнообразию, что является способом дальнейшего экологического совершенства (Юсуфов, 1984).

Факторные параметрические системы являются объединениями более высокого уровня относительно размерных и корреляционных и включают перечисленные ранее свойства. Кроме того, при данном представлении результатов обработки эмпирической информации вполне актуальным понятием становится автономность, которая хорошо определяется с использованием факторных зон влияния. Данное свойство, наряду с коррелятивными, составляет две основных группы закономерностей, которые управляют ростом растительного организма (Юрцев, 1976). Разнообразные перестройки параметрических комплексов, корреляционного и факторного, направлены на становление системы надежности и реализации широких адаптивных возможностей листа (Гродзинский, 1984). Следовательно, очевидным свойством фолиогенетических характеристик является надежность. Это понятие весьма плотно связано с надежностью, которая в морфологическом аспекте при экстремальных условиях обеспечивается за счет гибели некоторых элементов растительной структуры, аналогичные реакции осуществляются и на параметрическом уровне (Богдан, 1981).

Таким образом, можно сделать заключение о функциональных свойствах параметрических систем, которые подлежат анализу и имеют объективную биологическую интерпретацию. Отмеченные свойства широко используются при изучении в различных ботанических дисциплинах.

Естественные и формальные уровни

Уровневая иерархия в естественной биологической системе имеет весьма сложное построение и объединяется тремя крупными градациями эволюционных изменений: микроэволюцией, видообразованием, макроэволюцией (Грант, 1980). При этом структура природы отображается адекватно, когда учитывается реальное взаимоотношение разных категорий биологических явлений (Шварц, 1980). Очевидно, что форма взаимозависимости принимает различный вид и динамически изменяется в разнообразных хронологических и пространственных ситуациях. Г.Г.Винберг (1981) выделяет два основных типа взаимосвязанных явлений: структурно-морфологическое и функционально-физиологическое. В настоящей работе используется структурно-морфологический тип, согласно приведенной выше градации, но, поскольку растительный организм обладает единством формы и функции, следует определить в рамках указанных типов два комплексных подхода: морфолого-функциональный и структурно-функциональный (Навашин, 1951). Первый – применяется при морфологических исследованиях и экологическом анализе растительных форм, второй – входит в морфогенетическое изучение при использовании пространственных образований и параметрическом подходе. Следует дополнить к общей структуре подходов морфофизиологический метод (Куперман, 1973), который заключает перечень существующих структурологических приемов в рамках обозначенной проблемы. В настоящее время убедительно показана морфологическая и физиологическая целостность растительного организма при переходе к цветению (Руденко, 1960; Чайлахян, 1984), которая достигает своего максимума в данной стадии органогенеза при колебании флоригенных и антифлоригенных циклов в листьях в зависимости от условий существования (Ланг, 1984). Внешнее и внутреннее разнообразие растений обусловливает многообразие применяемых подходов изучения.

В настоящей работе, согласно общим уровням организации (Шварц, 1980), исследования ограничиваются организменной градацией, а в морфологическом аспекте строением побега. Следовательно, пространственные единицы в данном случае будут являться элементами морфологических уровней и относиться к естественным. Относительно используемых формальных уровней можно отметить различные подходы при их выделении (Жирмунский, Кузьмин, 1982; Белоусов, 1983); в нашем случае отмечается три типа: размерный, корреляционный, факторный. Каждый из них соответствует различному способу трансформации и представления эмпирического материала. Первый – используется при динамическом анализе первичных морфогенетических параметров, второй – для рассмотрения связей и третий – в целях изучения причинности. Размерный тип состоит из трех уровней, которые можно использовать для всех вариантов при фолиогенетическом анализе. Очевидно, что морфогенетическое описание целостного побега с включением внутрипочечного может быть представлено большим количеством градаций по собственной величине показателей. В данном случае охватывается больший диапазон измерений, который является не только размерным, но и представлен различными морфологическими уровнями.

Рассматривая формальные уровни корреляционного типа, можно констатировать, что на начальных этапах выделяются две градации, различающиеся по знаку. При интегральном описании корреляций эти величины соответствуют расходимости и плотности, а между ними обнаружены эффекты взаимодействия. П и Р-характеристики дифференцируются на достоверные и недостоверные величины, т.е. по знаку и размерности корреляционный тип формального деления разбивается на четыре уровня, между которыми фиксируются переходы параметрических корре-

ляционных точек. Используя значимые положительные корреляции и рассматривая их по времени, морфогенетические показатели классифицируются по элементам значимости на структурные, системные, сопутствующие и несистемные. Данные градации определяются как уровни существенности параметрического комплекса. В конечном итоге при корреляционном подходе используются четыре знакоразмерных и четыре классификационных формальных уровня. Обозначенные разделения выделяются по различным принципам, и приведенные примеры далеко не исчерпывают всех возможностей формального подхода расчленения исследуемого объекта на составляющие. В данном случае используются единицы дифференциации, которые связаны между собой и способствуют рациональному анализу. Взаимодействие, которое удобно выражается в корреляционной форме, является важным фактором биологической организации, когда по мере усложнения происходит нарастание упорядоченности на фоне возрастающей гетерогенности структуры (Белоусов, 1983). При этом отклонение от оптимального уровня одного параметра служит стимулом к направленному перераспределению значений всех других (Судаков, 1984), а в неблагоприятные периоды растения используют компенсаторные механизмы, заменяющие один параметр другим (Протасова, 1981). Данные явления эффективно определяются по орбитальным системам корреляции при использовании отмеченных формальных уровней корреляционного рассмотрения.

Третий тип формальных уровней определяется факторным и является наиболее высоким по возможностям обобщения, что приводит к усложнению структуры возможных градационных построений. Разделение общего воздействия на отдельные суперфакторы, которые могут быть представлены в значительном количестве, имеет большие возможности для проведения формальных классификаций, но, как указывалось ранее, описание целесообразно ограничить первым и вторым факторами. Таким образом, представляется возможным привести компактное разделение третьего типа формальных уровней. Каждый из суперфакторов представлен положительным и отрицательным векторами, размерные градации в данном случае не приводятся, т.е. параметры фолиогенеза и морфогенеза распределяются в двухфакторном знаковом пространстве. При анализе двух суперфакторов с положительными и отрицательными значениями возможны четыре факторных уровня, которые будут совпадать с четвертями координатных осей. Перемещение параметрических точек в зонах влияния не позволяет однозначно фиксировать формальные факторные уровни, которые по сути являются качественными и во многих случаях совмещенными. Тем не менее в подавляющем большинстве представляется возможным определить преобладающее местоположение, что говорит о целесообразности выделения общих факторных качественных уровней. Оконтуренные зоны факторного воздействия позволяют решить проблему измерения воздействия на объект по двум ведущим факторам одновременно при размещении всего параметрического комплекса (Кузьмин, 1983 б). В случае анализа временных параметрических зон по каждой отдельной характеристике определяется величина влияния на фолиогенетический показатель в течение всего периода роста. Существует и третий способ определения площади воздействия в системе факторных координат, который используется при изучении всех морфогенетических параметров побега. Во всех случаях по распределению параметров в факторной плоскости определяется зона влияния, площадь которой, выраженная в условных единицах, является мерой воздействия по двум факторам. Таким образом, осуществляется переход от качественных и топологических понятий к метрическим (Николенко, Уемов, 1984).

В данной главе рассматривались параметрические системы и уровни, которые обладают интерпретируемыми биологическими свойствами. Поскольку указанные объединения функционируют совместно и обладают пространственными и вре-

менными свойствами (Молчанов, 1984), целесообразно рассмотреть межсистемные и межуровневые отношения. Взаимозависимости параметрических систем целостного побега были рассмотрены ранее, что показало наличие закономерного распределения связей и их роль в адаптивном состоянии растительного организма. Элементы побега демонстрируют структурную значимость и апикальное доминирование в зависимости от расположения на побеге, что согласуется с принципом реализации координатного положения (Вольперт, 1982). Обособление фолиогенетических и онтогенетических параметров свидетельствует о специализации листа и особенно цветка (Навашин, 1951; Larson, 1983). Ось побега в морфологическом плане занимает промежуточное положение и является полифункциональной. Субапикальные и медиальные почки растягивают развитие на несколько лет и этот период может быть значительной протяженности, апикальные почки компенсируют временной ритм даже при существенных задержках в развитии (Екатериничева, 1964).

Таким образом, пространственные и структурные характеристики непосредственно связаны с хронологическими закономерностями. Существенная разница в развитии и предназначении апикальных, субапикальных и медиальных почек в пределах одного растительного организма убедительно подтверждает объективность разделения понятий хронологического и физиологического возраста (Заугольнова, 1968). В конечном счете апикальное доминирование посредством верхушечных меристем приводит к формированию побегов тела древесного растения (Юрцев, 1976). Отмеченное в настоящей работе апикальное доминирование сопряжено с образованием больших по размеру органов, что согласуется с выводами, полученными Л.М.Шафрановой (1981). Природа циклического роста целостного побега имеет автономный характер (Юрцев, 1976), стойкость органических форм покоится на сложности системы корреляций (Шмальгаузен, 1983).

Таким образом, закономерности морфогенетического процесса гармонично сочетаются на различных естественных уровнях. Формальные уровни удобно использовать в целях реализации дифференцированного подхода при анализе и описании морфологических элементов растительного организма. Кроме того, параметрический подход и соответствующие ему классификации позволяют представить объект исследования в формализованном виде и описать его свойства в нескольких аспектах.

В ходе морфогенетического изучения отчетливо обнаруживается взаимодействие между двумя типами формальных уровней: корреляционным и факторным. Параметрическим взаимосвязям свойственны динамичность и способность к перестройке в короткие временные интервалы. Факторные точки перемещаются в некоторых случаях на значительные расстояния с изменением четвертей двухкоординатной плоскости, что соответствуют количественному и качественному изменению уровня воздействия. Зоны факторного влияния сохраняют конфигурацию в различных ситуациях и средние величины воздействия по суперфакторам и конкретным метеорологическим составляющим остаются стабильными по величине на протяжении вегетационных сезонов, которые существенно различаются по погодным характеристикам. Следовательно, постоянство взаимодействия растительного организма и метеорологических параметров обеспечивается за счет корреляционных перестроек,и это свойственно в наибольшей степени высоко адаптивным растениям. Организм и среда образуют динамическую структуру с прямой и обратной связью, простые и сложные организмы имеют соответственную среду (Шмальгаузен, 1983). Стабильность взаимодействия в некоторой степени обусловливается взаимозаменяемостью факторов развития (Bernier, 1983). Анализ структуры взаимодействия окружающей среды, в частности ее погодной составляющей, особенно при многомерных характеристиках, представляет тему отдельного обсуждения.

Причинная цепь целостного морфогенеза

Ранее было показано, что лист по основному комплексу фолиогенетических параметров испытывает максимальное воздействие внешних причин и является наиболее восприимчивым органом побега. Отмечалось также, что рост и развитие листовой пластинки определяется погодными условиями у различных растительных организмов в пределах 20-30%. Последовательно рассматривая морфогенез побега (бластогенез), логично начать с анализа воздействия на фолиогенетическом уровне.

Экзогенное влияние исследовалось по комплексу метеорологических характеристик, которые по удельным оценкам достигают одной трети. Существование внешних воздействующих переменных величин, которые оказались бы существеннее погодных, маловероятно. Следовательно, даже на примере наиболее контактного органа растения листа определяется значительная доля эндогенной обусловленности, что подтверждает собственную логику формообразования (Любищев, 1982). Анализ общего воздействия на различные морфологические структуры побега в данном случае ограничивается метеорологическими показателями. Зависимость роста листовой пластинки от погодных характеристик будет проводиться только по максимальным коэффициентам. Таковыми являются относительная влажность воздуха по первому суперфактору, которая воздействует на длину листа, и по второму суперфактору этот же метеопараметр контролирует в значительной степени содержание сухого вещества (5), поверхностную плотность на сухую массу (8). Оперируя значимыми связями параметрической системы листа Syringa villosa, можно заметить, что длина листа (I) связана с шириной формирующегося листа (20) и длиной побега следующего года (26). Пятый фолиогенетический параметр соответственно с I4 характеристикой второго типа почек, листовыми формирующегося побега (22,24) и онтогенетическими (28,29). Поверхностная плотность на сухую массу сопряжена с показателями формирующегося побега (I9,20,22,26) и почти полным набором характеристик цветка (27,28,29,30). Таким образом, можно заключить, что относительная влажность воздуха посредством фолиогенетических характеристик влияет на формирование побега последующего года и рост элементов цветка. Естественно, что это не единственная причинная цепь, но для сирени мохнатой она является наиболее важной.

Аналогичным образом проведем анализ на примере Syringa sweginzowii. Данный вид в условиях Кольского полуострова имеет специфические особенности в отношении метеорологического влияния на рост листовой пластинки, а именно: отсутствуют высокозначимые коэффициенты сходства. Значительная реакция объема листа на всю температурную группу по первому суперфактору дает основание рассматривать десятый фолиогенетический параметр в качестве связующего в целях выявления основной причинной цепи. Распределение значимых связей параметрической системы листа относительно десятого фолиогенетического показателя позволяют заключить, что температура оказывает наиболее существенное влияние на рост и развитие медиальной почки формирующегося побега (22, 23, 24 характеристики) и онтогенез (27-30).

Метеорологическое начало причинной цепи Syringa josikaea (3) по первому суперфактору можно основывать на нескольких фолиогенетических параметрах, имеющих максимальные коэффициенты сходства, поскольку высокозначимые величины отсутствуют. По температурной группе таковыми являются: 6, 9, I0, которые соответственно являются сухой массой, площадью и объемом листа. Сопоставляя распределение значимых связей, учитывая существенный вклад осадков по восьмому параметру в первом суперфакторе и высокозначимое воздействие относи-

тельной влажности на содержание сухого вещества во втором, можно отметить влияние температуры и влажности на формирование нового побега и рост элементов цветка. По второму суперфактору отмечаются высокозначимые коэффициенты сходства третьего параметра с температурной группой и одинадцатого – с относительной влажностью, но указанные фолиогенетические характеристики невозможно использовать для построения причинной цепи, поскольку они являются изолированными, что определяется отсутствием значимых положительных корреляций с другими показателями растущего листа.

Последний интродуцированный образец Syringa josikaea (4) имеет высокозначимый коэффициент сходства с количеством осадков по поверхностной плотности на сухую массу (8) в пределах первого суперфактора. Остальные показатели не обнаруживают существенных значений или относительно устойчивых рядов по метеорологическим группам. Большое количество коэффициентов отмечается по второму суперфактору. Высокозначимые ряды определены по температурной группе метеорологических характеристик применительно к третьему и десятому фолиогенетическим параметрам. При этом следует отметить, что первая указанная характеристика является изолированной и исключается из причинного рассмотрения, вторая определяется как ведущий элемент параметрической системы листа. Существенные величины связи с температурами относятся к 2,4,7,9 переменным, при использовании которых описывается рост листовой пластинки. Седьмая является изолированной и исключается из рассмотрения. Следовательно, количество осадков и температура являются в приложении к четвертому варианту исследования погодными параметрами, воздействующими не только на формирование побега последующего года и рост цветка настоящего вегетационного сезона, но и развитие почек медиального типа.

Таким образом, рассмотрены причинные цепи на примере четырех интродуцированных объектах Syringa секции Villosae в условиях Заполярья. Прежде всего следует отметить, что выявленные причинные цепи определяются как наиболее значимые и достоверные, что не исключает существующих, но играющих меньшую роль построений аналогичного типа. Во всех разнообразных примерах отчетливо определяется связь онтогенетического процесса с фолиогенетическим. Основными погодными детерминантами листового роста являются относительная влажность воздуха, температура воздуха и почвы, количество осадков. Значимость относительной влажности и осадков в условиях Кольского полуострова говорит о недостаточной для нормального развития величине этих показателей, что в некоторой степени объясняет неблагоприятное состояние растений неморальной зоны и их низкую приживаемость (Александрова, Головкин, 1978). Изменение жизненной формы Tilia cordata, вероятно, связано с недостатком влажности и количества осадков, поскольку при редком поливе происходит опадение длинных побегов (Pigott, 1984). Формирующийся побег, развитие которого во всех случаях связано с ростом листа, у второго варианта объединяется только по параметрам медиальной почки, что говорит об относительно высокой его автономии у Syringa sweginzowii. Только в четвертом варианте медиальная почка побега настоящего вегетационного сезона связана с погодными воздействующими, что отражается на архитектонике кроны Syringa josikaea (4) и приводит к ее упрощению.

S U M M A R Y

This work presents a new information about quantitative system plant morphogenesis. These investigation are based on group experimental data,

obtained on leaves, buds and branches. Multidimensial sproach were used to describe morfogenetical process and to estimate the influence of meteorological factors.

The usefulnes of developed methods illustrated with an application, concerning the correlation and factor analysis in plants introduction. The new test and possible extension of the proposed methods to more complex situations in botanical science are discussed.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многомерное отображение морфогенетического процесса при использовании количественных показателей позволяет решить задачу комплексного анализа растительного организма на различных уровнях биологической организации, которые в свою очередь подвергаются параметрической дифференциации. Актуальность настоящего подхода заключается в возможности изучения пространственных построений побега растения и скрытых закономерностей, которые выявляются при системно-структурном рассмотрении характеристик формообразования. Явления динамической морфологии в указанном аспекте приводят к интерпретации причинности морфогенеза с привлечением числовых показателей, что повышает информативность исследований. Для достижения поставленных целей использованы методические разработки, которые направлены на устранение существующих трудностей представления и формализации результатов многомерного статистического анализа. В настоящей работе осуществлен переход от линейных характеристик фолиогенеза и органогенного анализа, которые являются традиционными сферами морфологии, к системным описаниям количественных аспектов морфогенеза и обусловливающих его причин.

Наиболее благоприятного состояния в субарктических условиях достигают интродуценты, имеющие минимальное погодное воздействие. Аутохтонные виды характеризуются относительно высокой степенью зависимости от метеорологических условий и имеют упорядоченную систему взаимодействия с условиями окружающей среды, что свидетельствует о их специализации. Лист по основному комплексу параметров испытывает максимальное воздействие внешних факторов, рост листовой пластинки определяется погодными характеристиками на 20-30%. Развитие листа имеет важное значение для роста и формирования элементов побега. Онтогенез является наиболее автономным процессом и обнаруживает существенную связь с фолиогенезом. Уровень взаимодействия растущего листа и воздействующих причин поддерживается относительно постоянным в течение вегетационного сезона и стремится к оптимальной в данных условиях величине. Наивысшая степень адаптивности соответствует автономным интродуцентам, способным сохранять устойчивый уровень взаимодействия с погодными факторами. Проведенные исследования показали, что интродуцированные растения характеризуются большей плотностью и расходимостью в сравнении с аутохтонными видами, которые в одном географическом пункте обнаруживают значительное сходство по корреляционным описаниям. В оптимальных условиях произрастания корреляционная система параметров растущего листа отличается наличием минимального количества структурных единиц, по мере удаления от ареала естественного распространения происходит усложнение структурного элемента. С точки зрения биологической интерпретации пластичность и устойчивость растений обеспечиваются уменьшением значимых положительных корреляций, продуктивность - увеличением взаимозависимости параметров. В экстремальных условиях динамические кривые плотности и расходимости обладают свойством симметричности. Указанные характеристики могут использоваться как критерии оценки консервативности и пластичности растительного организма. В свою очередь факторные зоны влияния адекватно описывают условия произрастания растительного организма, что имеет важное значение для диагностической оценки при отсутствии внешних проявлений.
В Субарктике успешность адаптации обусловливается способностью к существованию и рациональному использованию широкого диапазона экологических условий, что соответствует в формализованном виде обширным факторным зонам влияния.

По мере удаления от ареала естественного распространения отмечается увеличение факторных зон влияния.

Морфогенетическое изучение растительного организма при параметрическом подходе и математических методах анализа эмпирической информации позволяет подвергнуть объект исследования многоаспектному рассмотрению и использовать созданный массив данных для решения задач нескольких типов. Таковыми в настоящей работе являлись: разработка информативных количественных и графических приемов описания морфогенетических явлений; апробация предложенных методических решений на аутохтонных и интродуцированных растениях в различных географических районах; количественный анализ структуры и динамики воздействия климатических факторов; изучение динамики органогенеза элементов побега; построение модели целостного морфогенеза побега.

В области традиционной морфологии проведены метрические процедуры на листовой пластинке, апикальном, субапикальном, медиальном типах почек, побеге, цветочных зачатках. Данные характеристики в динамике позволили получить представление о ходе образования пространственных структур растительного организма.

Применение многомерного подхода показало, что реализация системно-структурного анализа обеспечивает представление исследуемого объекта в динамическом, формализованном и информативном виде. При этом решается проблема сопоставления растений различного систематического и экологического происхождения, обеспечивается графическая наглядность. Корреляционные закономерности показывают сложную систему связей, которые характеризуют адаптивное состояние растительного организма. Динамическое перераспределение корреляций - явление постоянное для морфогенетического процесса, что вносит существенную долю неопределенности при анализе парных корреляций, демонстрирует преимущества системного изучения. Использование характеристик связи приводит к оценке общебиологических понятий: пластичность, надежность, целостность, продуктивность и определяет их взаимосвязь.

Факторные оценки обладают широкими возможностями обобщения и являются более устойчивыми, что в свою очередь обеспечивается корреляционным перераспределением. Выявленные зоны влияния в координатах наиболее существенных первого и второго суперфакторов проявляют объективную биологическую информативность в различные вегетационные сезоны и по результатам широтного эксперимента. Количественная оценка сходства конкретных метеорологических показателей с комплексными факторными векторами позволила определить значимость погодных переменных в процессе фолиогенеза и сделать заключение, что уровень взаимодействия растительного организма и аутэкологических характеристик является относительно устойчивым.

Сравнительный анализ растений, который различается таксономически и географически, показал применимость обнаруженных количественных закономерностей на видовом уровне сопоставления и выявил высокие потенциальные возможности внутривидовых принципов анализа, которые в экологическом плане превышают тенденции таксономических категорий. Таким образом, информативные моменты, которые обнаружены в результате проведенной работы, и предложенные методы анализа морфогенетических явлений, с учетом возможности выявления скрытых параметрических закономерностей, могут служить теоретической основой для разработки специализированных методов количественной морфогении.

Разработанные подходы представления и интерпретации эмпирической информации являются комплексными и позволяют перейти к анализу скрытых параметрических закономерностей, которые раскрывают динамическую картину развития

растительного организма и его причинную обусловленность. Формула расчета удельного веса факторов воздействия, основанная на сходстве конкретных типов влияния и комплексных суперфакторов, обеспечивает получение количественных оценок, что является развитием возможностей факторного анализа. Широкие перспективы для проведения исследований морфогенеза раскрываются при использовании принципа корреляционного баланса и орбитальных систем корреляций, которые показали высокие информативные качества в сезонных и широтных изучениях формообразования; аналогичное заключение можно сделать применительно к факторным зонам влияния. Корреляционное и факторное исследования фолиогенеза в субарктических условиях и в различных географических пунктах открывает принципиально новые возможности для теоретической и практической интродукции.

ЛИТЕРАТУРА

АВЕНА М.А. Математические методы и вычислительная техника в систематике растений. Рига, Зинатне, 1969, с.114.

АБРАМИШВИЛИ В.П. О морфогенезе цветков яблони в связи с апикальным доминированием. - Бюл.ГБС, 1976, вып.101, с.80-83.

АЛЕКСАНДРОВ В.Г., САВЧЕНКО М.И. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. - В кн.: Морфология и анатомия растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951, вып.2, с.5-99.

АЛЕКСАНДРОВ В.Г. Морфогенез цветковых растений и перспективы его изучения. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.1, с.19-23.

АЛЕКСАНДРОВА Н.М., ГОЛОВКИН Б.Н. Переселение деревьев и кустарников на Крайний Север. Л., Наука, 1978, с.115.

АЛТУХОВ В.Л. Диалектическая природа и формы становления относительности знаний. - Вопр. философии, 1984, № 2, с.52-59.

АЛЬТЕРМАН А.З., ЗВИРГЗД А.В., НИКОНЕНКО А.В., ИСАКОВ В.Н. Опыт статистической классификации некоторых таксонов древесных с адаптацией и использованием режима "Человек - ЭВМ" - В кн.: Проблемы случайного поиска. Рига, Зинатне, 1978, вып.6, с.249-258.

АНДРЕЕВ Г.Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику. Л., Наука, 1975, с.166.

АРТЮШЕНКО З.Т. Развитие цветка и плода у жимолостных. - В кн.: Морфология и анатомия растений. М.-Л.. Изд-во АН СССР, 1951, вып.2, с.131-170.

АРТЮШЕНКО З.Т., КОНОВАЛОВ И.Н. Морфология плодов типа - орех и орешек.- В кн.: Морфология и анатомия растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951, с.170-193.

АРТЮШЕНКО З.Т., СОКОЛОВ С.Я. О росте пластинки листа у некоторых древесных пород. - Ботан.журн., 1952, т.37, вып.5, с.610-628.

АРТЮШЕНКО З.Т., СОКОЛОВ С.Я. Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных и кустарниковых пород. Сообщ.П - В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1958, вып.6, с.72-82.

АФИФИ А.А., ЭЙЗЕН С.С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М., Мир, 1982, с.488.

БАРАНЦЕВ Р.Г. Политомические модели системного подхода. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в биоэкологии. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1982, с.42-59.

БЕЙЛИ Н. Статистические методы в биологии. М., Мир, 1963, с.271.

БЕЛОЛИПОВ И.В., СМИРНОВА В.А. Структурные особенности листа некоторых видов рода Acantholimon Boiss, интродуцированных в Ботанический сад АН УзССР. - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, ФАН, 1982, вып.18, с.54-68.

БЕЛОУСОВ Л.В. Межуровневые отношения в онтогенезе. - Журн. общ.биологии, 1983, т.44, № 1, с.23-30.

БЕРТАЛАНФИ Л. Общая теория систем - обзор проблем и результатов. - В кн.: Системные исследования. М., Наука, 1969, с.30-54.

БЕССЧЕТНОВА М.В. Адаптационные процессы с позиций интродукции растений.- Бюл.ГБС, 1983, вып.128, с.3-6.

БОГДАН Г.П. Природа защитной реакции растений. Киев, Наукова думка, 1981, с.207.

БОРОДИНА Н.А. Органогенез побегов дуба черешчатого. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961 а, т.2, с.218-220.

БОРОДИНА Н.А. Некоторые вопросы онтогенеза древесных растений на примере дуба черешчатого. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961 б, т.2, с.259-261.

БРУХЛЕЙ М.А. Влияние продолжительности предпосевной обработки проростков семян (яровизация) с применением низких температур и режима освещения на формообразовательные процессы у некоторых плодовых культур. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.272-274.

БУЛЫГИН Н.Е. Сезонные фенологические тенденции, их биоэкологическая обусловленность и прогностическое значение. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л., 1980 а, с.2-45. Рукопись деп. в ВИНИТИ, 1981, №.1033.

БУЛЫГИН Н.Е. Сезонно-ритмическая структура годичного цикла развития ландшафта, принципы ее индикации и прогностическое значение. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л., 1980 б, с.2-45. Рукопись деп. в ВИНИТИ, 1981, № 1033.

БУЛЫГИН Н.Е. Биологические основы дендрофенологии. Л., ЛТА, 1982, с.80.

БУЛЫГИН Н.Е., ДОВГУЛЕВИЧ З.Н. Исследование метеофенологических связей у лиственницы сибирской в прогностических целях. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л., 1980, с.69-77. Рукопись деп. в ВИНИТИ, 1981, № 1033.

БУЛЫГИН Н.Е., КУРОЧКИНА В.А., МИХАЛКИНА Л.Г. Исследование корреляционных связей между дендроиндикаторами и последующей теплообеспеченностью вегетационного сезона. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л., 1980, с.62-69. Рукопись деп. в ВИНИТИ, 1981, № 1033.

БУЛЫГИН Н.Е., ДОВГУЛЕВИЧ З.Н., КУРОЧКИНА В.А., МИХАЛКИНА Л.Г. Моделирование дендрофенологической сопряженности на основе территориально-феноиндикационной системы. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л., 1980, с.45-62. Рукопись деп. в ВИНИТИ, 1981, № 1033.

ВАЛЬЦОВА О.В. Влияние некоторых внешних факторов на заложение цветков и цветение ясеня обыкновенного. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.300-303.

ВАСИЛЬЕВ Б.Р., РОСТОВА Н.С. О некоторых корреляциях признаков листа Bryophyllum (Crassulaceae). - Ботан.журн., 1977, т.62, № 3, с.23-29.

ВЕНТЦЕЛЬ Е.С. Теория вероятностей. М., Наука, 1969, с.576.

ВИНБЕРГ Г.Г. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии. - Журн.общ.биологии, 1981. т.42, № 1, с.5-19.

ВИТКОВСКИЙ В.Л. Морфогенез генеративно-вегетативных почек у представителей родов Ribes L. и Grossularia Mill. и некоторые вопросы их стадийного развития. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.275-278.

ВИТКОВСКИЙ В.Л. Стадийное развитие почек древесных растений. - Физиология растений, 1963, т.10, вып.2, с.148-157.

ВИТКОВСКИЙ В.Л. О конусах нарастания почек древесных растений.-Ботан. журн., 1964, т.19, № 9, с.1288-1291.

ВИТКОВСКИЙ В.Л. Закономерности роста побегов и формирование цветков. - Садоводство, 1972, № 6, с.31-32.

ВИТКОВСКИЙ В.Л., ЦАРЕНКО В.П. Особенности роста побегов и формирование цветков у сливы в Приморском крае. - Тр. по прикл.ботанике, генетике и селекции. М., Изд-во АН СССР, 1978, т.62, вып.2, с.51-61.

ВОЙТЕНКО В.П. Время и часы как проблема теоретической биологии. - Вопр. философии, 1985, № 1, с.75-83.

ВОЛЬКЕНШТЕЙН М.В. Биофизика. М., Наука, 1981, с.575.

ВОЛЬПЕРТ Л. Проблема трехцветного флага - к вопросу о развитии и регуляции пространственной структуры. - В кн.:На пути к теоретической биологии. М., Мир, 1970, т.1, с.120-129.

ВОЛЬПЕРТ Л. Морфогенез в процессе развития. - В кн.: Молекулы и клетки. М., Мир, 1982, вып.7, с.115-133.

ГАМАЛЕЙ Ю.В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби. - Ботан.журн., 1984, т.69, № 5, с.569-584.

ГАТЦУК Л.Е. Содержание понятий "травы" и проблема их эволюционного положения. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.. Наука, 1976, с.55-131.

ГРАНТ В. Эволюция организмов. М., Мир, 1980, с.407.

ГРОДЗИНСКИЙ Д.М. Надежность растительных систем. Киев, Наукова думка, 1984, с.365.

ГРОССМАН С., ТЕРНЕР Д. Математика для биологов. М., Высш.школа, 1983, с.383.

ГУПАЛО П.И., СКРИПЧИНСКИЙ В.В. Физиология индивидуального развития растений. М., Колос, 1971, с.224.

ГУПАЛО П.И. Физиология старения и омоложения высших растений. - В кн.: Биология развития растений. М., Наука, 1975, с.198-214.

ДВОРЯНКИН Ф.А. О биологических эквивалентах. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.391-396.

ДЕМКИВ О.Т. Общие аспекты морфогенеза и его специфика у растений различной сложности. - В кн.: Рост растений и дифференцировка. М., Наука, 1981, с.206-225.

ДЖЕФФЕРС Д. Введение в системный анализ: применение в экологии. М., Мир, 1981, с.256.

ЕКАТЕРИНЧЕВА З.Г. Рост и развитие древесно-кустарниковых пород в ЦСБС в необычных метеорологических условиях (1961 г.). - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1964, с.179-186.

ЕФИМОВА М.А. Морфолого-анатомические особенности строения почек древесных и кустарниковых пород и приспособление их к перенесению зимних условий. - Зап.ЛТИ, 1959, т.178, с.99-111.

ЖИРМУНСКИЙ А.В., КУЗЬМИН В.И., ЯБЛОКОВ А.В. Критические уровни развития популяционных систем. - Журн.общ.биологии, 1981, т.42, № 1, с.19-37.

ЖИРМУНСКИЙ А.В., КУЗЬМИН В.И. Критические уровни в процессах развития биологических систем. М., Наука, 1982, с.177.

ЖИТКОВ В.С. Величина основания листа как критерий для классификации форм филотаксиса и характера метамерности побега цветковых растений. - Журн. общ.биологии, 1983, т.44, № 6, с.802-821.

ЗАЙЦЕВ Г.Н. Методика биометрических расчетов. М., Наука, 1973, с.256.

ЗАЙЦЕВ Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М., Наука, 1983, с.267.

ЗАЙЦЕВ Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., Наука, 1984, с.423.

ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (Fraxinus excelsior L.). - В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., Наука, 1968, с.81-102.

ЗОЗУЛИН Г.М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976, с.45-54.

ИСАКОВ В.Н. Автоматический выбор параметров при описании формы листьев древесных растений. Рига, Саласпилс, 1980, с.28. Рукопись деп. в ВИНИТИ, № 4353.

ИСАКОВ В.Н. Анализ изменчивости формы листа в процессе роста. Рига, Саласпилс, 1980, с.15. Рукопись деп. в ВИНИТИ, № 3061.

ИСАКОВ В.Н., ФРОЛОВ А.К. Опыт применения телевизионного анализатора для количественной характеристики жилкования листьев. - Ботан.журн., 1980, т.65, № 6, с.887-892.

КАЗАРЯН В.О. Старение высших растений. М., Наука, 1969, с.312.

КАСТЛЕР Г. Возникновение биологической организации. М., Мир, 1967, с.89.

КЕЗИН А.В. Возникновение нового в науке. - Вопр.философии. 1985, № 2, с.152-155.

КЕНДАЛЛ М., СТЬЮАРТ А. Статистические выводы и связи. М., Наука, 1973, с.899.

КИСЛЮК И.М., ВАЛЬКОВСКИЙ М.Д., БУБОЛО Л.Э., ПАЛЕЕВА Т.В. Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез Carex lugens (Cyperaceae) Arctagrostis arundinaceae (Poaceae).- Ботан.журн., 1983, т.68, № 10, с.1325-1332.

КЛАБУКОВ А.Г. Биология развития цветочной почки. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.215-217.

КЛЯЧКО Н.Л., КУЛАЕВА О.Н. Фактор старения и омоложения листьев.-В кн.: Биология развития растений. М., Наука, 1975, с.214-229.

КОЗЫРЕВ Н.А. Время как физическое явление. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в биоэкологии. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1982, с.59-73.

КОКС Д., ХИНКЛИ Д. Теоретическая статистика. М., Мир, 1978, с.560.

КОЛОМИЕЦ И.А. Морфогенез вегетативных и генеративных почек у яблони.- В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961а, т.2, с.204-209.

КОЛОМИЕЦ И.А. Стадийное развитие цветка у высших растений. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961б, т.2, с.210-214.

КОЛОМИЙЦЕВ Г.Г. Условия образования оси соцветия. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.237-240.

КОНОВАЛОВ И.Н., АРТЮШЕНКО З.Т. Морфология плодов типа „коробочка и ягода". - В кн.: Морфология и анатомия растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951, с.193-221.

КОНСТАНТИНОВ А.В. Особенности развития семяпочек яблони. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.287-291.

КОЧЕТОВА Н.И., КОЧЕТОВ Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. М., Колос, 1982, с.175.

КРАМЕР П.Д., КОЗЛОВСКИЙ Т.Т. Физиология древесных растений. М., Лесн. пром-сть, 1983, с.458.

КРЕНКЕ Н.П. Хирургия растений (травматология). М., Новая деревня, 1928, с.652.

КРЕНКЕ Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., Сельхозгиз, 1940, с.133.

КРЫЛОВА И.Л. Эволюция морфологической структуры побегов и ритма развития на примере видов рода Scopolia jacg. Emend. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976, с.208-215.

КУЗЬМИН А.В. Морфогенез растущих листьев некоторых видов сиреней Syringa L. sect. Villosae C.K. Schneid. (Oleaceae), интродуцированных в Субарктике. I. Анализ корреляций. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1982а, с.39.

КУЗЬМИН А.В. Морфогенез растущих листьев некоторых видов сиреней Syringa L. sect.Villosae C.K. Schneid. (Oleaceae), интродуцированных в Субарктике. II. Анализ факторных структур. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1982, с.27.

КУЗЬМИН А.В. Экологическое значение системы корреляционных отношений листовых параметров. - В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез.Х Всесоюз. симпоз. Ч.I. Магадан, 1983а, с.85.

КУЗЬМИН А.В. Этиографическая характеристика филломорфогенеза сиреней Syringa L. (Oleaceae), интродуцированных в Субарктике. Тез.докл.VII съезда Всесоюз.ботан.общества. Л., Наука, 1983б, с.396-397.

КУЗЬМИН А.В. Соотношение структурных элементов в системе листовых параметров Salix phylicifolia L. – В кн.: Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей. Тез.докл. Всесоюз.конф. Апатиты, изд.Кольского филиала АН СССР, 1984, с.92-93.

КУЗЬМИН А.В., ЖИРОВ В.К. Сезонное варьирование размеров листа древесных растений в Субарктике. – Бюл.ГБС, 1985, вып.138, с.15-19.

✓ КУЗЬМИН А.В. Графоаналитическое представление многомерной экологической информации. – В кн.: Принципы и методы экоинформатики. М., Изд-во АН СССР, 1986, с.235-236.

КУПЕРМАН Ф.М. Современное состояние и очередные задачи морфологии растений. – В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т. I, с.9-18.

✓ КУПЕРМАН Ф.М. Закономерности индивидуального развития растений в зависимости от условий внешней среды. М., Изд-во МГУ, 1963, с.102.

КУПЕРМАН Ф.М. Единство онтогенетического морфогенеза: правила органогенеза побегов покрытосеменных растений. – В кн.: Экспериментальный морфогенез цветковых растений. М., Изд-во МГУ, 1972, с.6-56.

КУПЕРМАН Ф.М. Морфофизиология растений. М., Высш.школа, 1973, с.254.

КУПЕРМАН Ф.М., РЖАНОВА Е.И. Биология развития растений. М., Высш.школа, 1963, с.423.

КУПЕРМАН Ф.М., ЧИРКОВ Ю.И. Биологический контроль за развитием растений на метеорологических станциях. Л., Гидрометеоиздат, 1970, с.145.

КУПЕРМАН Ф.М., РЖАНОВА Е.И., МУРАШЕВ В.В. и др. Биология развития культурных растений. М., Высш.школа, 1982, с.343.

ЛАКИН Г.Ф. Биометрия. М., Высш.школа, 1980, с.293.

ЛАНГ А.Г. Роль ингибиторов в регуляции цветения растений. – В кн.: Гормональная регуляция онтогенеза растений. М., Наука, 1984, с.28-41.

ЛЕЙСЛЕ Ф.Ф. Данные экспериментальной морфологии и вопрос о природе цветка. – В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.491-497.

ЛИЕПА И.Я. К оценке математической модели. – В кн.: Моделирование и прогнозирование в ботанике. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1973. т.2, с.70-76.

ЛИЕПА И.Я. Моделирование – основной инструмент научного прогнозирования. – В кн.: Моделирование и прогнозирование в ботанике. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1975а, т.2, с.3-22.

ЛИЕПА И.Я. Особенности прогнозирования биологических объектов. – В кн.: Моделирование и прогнозирование в ботанике. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1975б, т.3, с.22-31.

ЛИЕПА И.Я. Характерные ошибки применения математических методов в биологии. – В кн.: Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1978, с.3-15.

ЛИЕПА И.Я. Математические методы в биологических исследованиях. Факторный и компонентный анализы. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1980, с.104.

ЛИЕПА И.Я., ПОСПЕЛОВА Г.Е., ВИНАРТ А. Вероятностное моделирование структуры суммы площадей сечений древостоев. – В кн.: Моделирование в ботанике. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1973, т.2, с.77-82.

ЛИЕПА И.Я., ПОСПЕЛОВА Г.Е. Изучение структуры воздействия факторов в экологическом прогнозировании. – В кн.: Человек и биосфера.Рига, изд-во Латв. ун-та, 1983, вып.8, с.125-133.

ЛИСОВЕНКО Л.Т. О структурных преобразованиях сосудистой меристемы зародыша яблони в период предпосевной подготовки семян. – В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.241-244.

ЛОДКИНА М.М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза. – Журн.общ.биологии, 1983, т.44, с.239-253.

ЛОНГ Ч.А. Фенотипические вариации размера тела и формы и роль корреляции в популяционной морфологии. – Журн.общ.биологии, 1982, т.43, № 3, с.360-365.

ЛОУЛИ Д., МАКСВЕЛЛ А. Факторный анализ как статистический метод. М., Мир, 1967, с.144.

ЛЫСОВА Н.В. Цветение и плодоношение интродуцированных древесных растений в условиях сухой степи. - Бюл.ГБС, 1976, вып.101, с.3-10.

ЛЮБИЩЕВ А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., Наука, 1982, с.276.

ЛЯЩЕНКО Н.И. Биология спящих почек. М.-Л., Наука, 1964, с.86.

МАЗУРЕНКО М.Т., ХОХРЯКОВ А.П. Биоморфологическая изменчивость и ее взаимосвязь с таксонообразованием растений (на примере семейства вересковых) - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981, с.12-31.

МАЙР Э. Причина и следствие в биологии. - В кн.: На пути к теоретической биологии. М., Мир, 1970, т.1, с.47-58.

МАКАРОВ И.М., СОКОЛОВ В.Б., АБРАМОВ А.Л. Целевые комплексные программы. М., Знание, 1980, с.136.

МАРТЫНЕНКО Г.М. Диалектика биологической автономии в эволюционном процессе. Минск, Изд-во БГУ, 1983, с.198.

МАУРИНЬ А.М. Проблемы разработки онтогенетической шкалы биологического времени. - В кн.: Моделирование и прогнозирование в биоэкологии. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1982, с.73-82.

МАУРИНЬ А.М., РАТЕ Л.Я. Динамика корреляций морфологических параметров растений (на примере Silphium perfoliatum L.). -В кн.: Моделирование и прогнозирование в экологии. Рига, Изд-во Латв.ун-та, 1980, с.164-178.

МАУРИНЬ А.М., ТАРДОВ Б.Н. Биологическое прогнозирование. Рига, Изд-во м-ва ВССО Латв.ССР, 1975, с.279.

МАШКИН С.И. Особенности морфогенеза вишни в связи с ее стадийным развитием. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.225-231.

МЕЙЕР К.И. Морфогения высших растений. М., Изд-во МГУ, 1958, с.253.

МИНИНА Е.Г. Развитие цветочных почек дуба. - Журн.общ.биологии, 1951, т.12, № 1, с.50-55.

МИНИНА Е.Г., ЛАРИОНОВА Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., Наука, 1979, с.214.

МИНИНА Е.Г., ЛАРИОНОВА Н.А., ТРЕТЬЯКОВА Н.И. Гравитационные адаптации у лесных древесных растений.-Журн.общ.биологии, 1984, т.45, с.687-693.

МИНИНА Е.Г., ТРЕТЬЯКОВА Н.И. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, Наука, 1983, с.197.

МИХАЙЛОВСКАЯ И.С. Строение растений в связи с условиями среды. М., Наука, 1964, с.92.

МИХАЙЛОВСКАЯ И.С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав. - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981, с.141-161.

МОЛОТКОВСКИЙ Г.Х. Полярность развития растений. Львов, Изд-во Львов. ун-та, 1961, с.260.

МОИСЕЕВА М.Н. К вопросу о росте и развитии почек древесных пород. - Укр.ботан.журн., 1956, т.13, № 3, с.27-41.

МОЛЧАНОВ Ю.Б. Работа В.И.Ленина "Материализм и эмпириокритицизм" и развитие учения о времени. - Вопр.философии, 1984, № 10, с.62-72.

НАВАШИН М.С. О значении размера меристематических клеток для роста и развития. - В кн.: Морфология и анатомия растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1951, вып.2, с.268-294.

НАХУЦРИШВИЛИ Г.Ш. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений. - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1983, с.249-265.

НУХИМОВСКИЙ Е.Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений. - В кн.: Успехи современной биологии, 1980, т.90, вып.2(5), с.268-307.

НУХИМОВСКИЙ Е.Л. Природа, жизнь и проблема жизнесохранения. - Журн.общ. биологии, 1984, т.98, вып. 2(5), с.292-306.

ОВЧИННИКОВ Н.Ф. Структура и симметрия - В кн.: Системные исследования. М., Наука, 1969, с.111-122.

ПЕРК А., ХАЛЛОП Л. Эколого-физиологическое исследование периода покоя у древесных растений - Тр. по физиологии и биохимии растений. Тарту, Изд-во АН ЭССР, 1964, т.1, с.16-87.

ПЕТРОВСКАЯ Т.П. Состояние протоплазмы клеток цветочных почек во время зимнего покоя. - Бюл.ГБС, 1954, вып.19, с.72-78.

ПЛАКИДА Е.К. О некоторых закономерностях развития почек и зеленых побегов винограда в зависимости от их плодоносности. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.245-248.

ПЛЕННИК Р.Я. Анатомический метод и теория интродукции растений. - В кн. Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск, Наука, 1982, с.71-77.

ПОМАЛЕНЬКАЯ О.Т. Краткий обзор истории и современного состояния учения о морфогенезе. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.454-459.

ПРОТАСОВА Н.Н. Свет как фактор регуляции фотосинтеза и роста растений. - В кн.: Рост растений и дифференцировка. М., Наука, 1981, с.245-254.

ПУГАЧЕВ В.С. Теория вероятностей и математическая статистика. М.. Наука, 1979, с.496.

✓ ПУСТОВОЙТОВА Т.Н. Стрессовые воздействия и изменение уровня регуляторов роста растений. - В кн.: Рост растений и дифференцировка. М.. Наука, 1981, с.225-245.

РОСТОВЦЕВА З.П. Верхушечная меристема. М., Изд-во МГУ, 1969, с.80.

РУДЕНКО И.С. Заложение и развитие цветочных почек яблони. Кишинев, Штиница, 1960, с.119.

РЫТОВА Н.Г. Связь между продолжительностью прорастания почек и строением побега у Festuca pratensis Huds. - Ботан.журн., 1972, т.57, № 11, с.1393-1400.

РЫТОВА Н.Г. Скорость и продолжительность роста у Phleum pratense L. (Некоторые аспекты морфогенеза злаков). - Ботан.журн., 1975, т.60, № 9, с.1265-1278.

СЕВЕРЦОВ А.Н. Главные направления эволюционного процесса (морфобиологическая теория эволюции). М.-Л., Биомедгиз, 1934, с.149.

СЕРГЕЕВА К.А., КАНДАРОВА И.В. Изучение дифференциации генеративных почек древесных растений. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.221-224.

СЕРЕБРЯКОВ И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., Сов.наука, 1952, с.390.

СЕРЕБРЯКОВ И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. - Вопр.биологии растений, 1959, т.100, вып.5, с.3-39.

СЕРЕБРЯКОВ И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., Высш.школа, 1962, с.378.

СЕРЕБРЯКОВА Т.И. Некоторые шаги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976, с.216-239.

СЕРЕБРЯКОВА Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981, с.161-179.

СЕРЕБРЯКОВА Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений - Журн.общ.биологии, 1983, т.44, № 5, с.579-593.

СИННОТ Э. Морфогенез растений. М., Изд-во иностр.лит., 1963, с.603.

СКРИПЧИНСКИЙ В.В. Эволюция приспособительных реакций онтогенеза высших растений. - В кн.: Биология развития растений. М., Наука, 1975, с.5-24.

СКРИПЧИНСКИЙ В.В., СКРИПЧИНСКИЙ Вл.В. Морфобиологические основы онтогенеза эфемерных геофитов и проблема его эволюционного становления. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976, с.167-186.

СТРОЧКОВА А.В. Морфофизиологическое изучение формирования кроны миндаля обыкновенного. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.232-236.

СУДАКОВ К.В. Функциональная система. - Вопр.философии, 1984, № 10, с.73-78.

ТАЛАЛУЕВА Л.В., КОСИЧЕНКО Н.Е. Адаптивные изменения анатомического строения листьев различных видов рода Betula (Betulaceae в условиях сухой степи Нижнего Поволжья. - Ботан.журн., 1983, т.68, с.1374-1379.

ТАММ Ю., РОСС В. Закономерности роста листа осины. - Изв. АН ЭССР, 1980, т.29, № 1, с.61-71.

ТАХТАДЖЯН А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М., Наука, 1964, с.235.

ТАХТАДЖЯН А.Л. Система и филогения цветковых растений. М., Наука, 1966, с.611.

ТИМОНИН А.К. Анатомия вегетативных листьев некоторых видов Amaranthus L. I. Развитие. Бюл.МОИП.Отд.биол., 1984, т.89, с.82-88.

ТОМ Р. Динамическая теория морфогенеза. - В кн.: На пути к теоретической биологии. М., Мир, 1970, т.1, с.145-156.

ТРЕСКИН П.П. Структура скелетной части кроны и ее листового аппарата. - В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., Наука, 1983, с.181-186.

ТРОФИМОВ Т.Т. Особенности заложения и развития почек у волчьего лыка. - Бюл.ГБС, 1954, вып.19, с.85-90.

ТЬЮКИ Д. Анализ результатов наблюдений. М., Мир, 1981, с.693.

ТЮРИНА М.М. Исследования Н.А.Максимова и современные направления физиологии морозостойкости растений. - Ботан.журн., 1981, т.66, с.777-791.

ТЮРИНА Е.В. Значение анатомического метода для выяснения происхождения, адаптационных и интродукционных возможностей растений. - В кн.: Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск, Наука, 1982, с.77-88.

УОРИНГ Ф., ФИЛЛИПС И. Рост растений и дифференцировка. М., Мир, 1984, с.512.

УСКОВ А.И. Органогенез яблони в условиях степной зоны Ставропольского края. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961а, т.2, с.262-264.

УСКОВ А.И. Формирование аномальных цветков у абрикоса. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961б, т.2, с.265-267.

ФЕДОРОВА А.И. Фитогормоны и рост дерева (на примере лиственницы). Новосибирск, Наука, 1982, с.248.

ХИТРОВА Е.В. Морфогенез цветковых почек степной и песчаной вишни в условиях Новосибирска. - В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1964, с.65-70.

ХОХРЯКОВ А.П. Циклы развития побегов в связи с проблемой "травянистости". - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976, с.141-156.

ЧАЙЛАХЯН М.Х. Целостность и дифференцированные модели цветения растений. - В кн.: Биология развития растений. М., Наука, 1975, с.24-48.

ЧАЙЛАХЯН М.Х. Регуляция цветения высших растений. - В кн.: Гормональная регуляция онтогенеза растений. М., Наука, 1984, с.9-28.

ЧАЙЛАХЯН М.Х., АКСЕНОВА Н.П., КЕФЕЛИ В.И. О терминологии онтогенеза растений. М., Наука, 1973, с.39.

ЧАЙЛАХЯН М.Х. БУТЕНКО Р.Г., КУЛАЕВА О.Н. и др. Терминология роста и развития высших растений. М., Наука, 1982, с.96.

ЧЕЛЯДИНОВА А.И., НИКИТСКАЯ К.И. Органогенез и особенности роста и развития годичных побегов и цветочных почек у разных типов древесных и кустарниковых растений. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.197-203.

ЧЕЛЯДИНОВА А.И., ТЮКАНОВА Л., ГАЙДУКОВА Л. Особенности развития цветочных почек у древесных растений при разнополости. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.249-255.

ЧЕРЕПАНОВ С.К. Сосудистые растения СССР. Л., Наука, 1981, с.509.

ЧИСЛЕНКО Л.А. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М., Изд-во МГУ, 1981, с.208.

ЧУВАШИНА Н.П. Новообразования в строении смешанных почек отдаленных гибридов смородины. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.256-258.

ШАРОВА И.Х. Спектры жизненных форм таксонов как показатели направлений морфо-экологической эволюции (на примере семейства жуков-жужелиц Carabidae). - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981, с.31-46.

ШВАРЦ С.С. Экологические закономерности эволюции. М., Наука, 1980, с.276.

ШАФРАНОВА Л.М. Ветвление растений: процесс и результат. - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. - М., Наука, 1981, с.179-213.

ШИЛОВА Н.В. Ритмы формирования вегетативных побегов многолетних растений северо-востока Азии. - В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981, с.232-249.

ШЛЯКОВА Е.В. Органогенез березы в условиях Хибинских гор. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961а, т.2, с.268-271.

ШЛЯКОВА Е.В. Органогенез рябины (Sorbus gorodkovii) в условиях Мурманской области. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961б, т.2, с.279-282.

ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. Проблема корреляций в развитии организмов. - В кн.: Проблемы дарвинизма. Л., Наука, 1969, с.318-344.

ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. Избранные труды. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Наука, 1983, с.359.

ШМИДТ В.М. О корреляциях. I. Сущность, онтогенетический и филогенетический аспекты явления биологических корреляций. Вестн.ЛГУ, 1979, № 3, Биология, вып.I, с.77-85.

ШОЛОХОВ А.М. Зимостойкость абрикоса в связи с морфогенезом цветочных почек. - В кн.: Морфогенез растений. М., Изд-во МГУ, 1961, т.2, с.283-286.

ШУЛЬГИН И.А. Растение и солнце. Л., Гидрометеоиздат, 1973, с.251.

ЩЕРБАКОВА А.А. Об открытии корреляций наземных органов высших растений. Бюл.ГБС, 1954, вып.19, с.140-145.

ЭЛЛИОТ Дж., ДОБЕР П. Симметрия в физике. Т.I. М., Мир, 1983, с.364.

ЮЛ Д., КЕНДАЛЛ М.Теория статистики. М., Госстатиздат, 1960, с.600.

ЮРЦЕВ Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука, 1976, с.9-45.

ЮСУФОВ А.Г. Функциональная дивергенция растений, ее масштабы и значение. - В кн.: Успехи современной биологии, 1984, т.97, вып.2, с.309-320.

ЯКОВЛЕВ М.С. О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. - Тр.ботан.ин-та им.В.Л.Комарова. I95I, Сер.7, вып.2, с.243-268.

ARBER A. HERBALS. Their origin and evolution. - Cambridge: At the university press, 1938. 325 p.

BERNIER G. La strategie du developpement eher les vegetaux superieurs.- Bull.cl.sci.Acad. roy . Belg, 1983, v.69, N 12, P.52-53.

CECICH R.A. Cavity formation in winter buds of Pinus banksiana. - Amer. J.Bot. 1981, v.68, N 6, p.786-789.

DOUST J.L., EATON G.W. Sequential yeld component analysis and models of growth in bush bean (Phaseolus vulgaris L.). - Amer. J. Bot. - 1983. - v.70. - N 7 p.1063-1070.

FISHER J., HONDA H. Branch geometry and effective leaf area: a study of terminalia-branching pattern. 1. Theoretical trees. - Amer. J. Bot. 1979a, v.66, N 6, p.633-644.

FISHER J., HONDA H. Branch geometry and effektive leaf area: a study of terminalia-branching pattern. 2. Survey of real trees. - Amer. J. Bot. - 1979b, v.66, N 6, p.645-655.

GANDAR P. Growth in root apices. 1. The kinematic description of growth. - Botanical Gazette. 1983a, v.144, N 1, p.1-10.

GANDAR P. Growth in root apices. 2. Deformation and rate of deformation. Botanical Gazette. - 1983 . - v.144. - N 1, p.11-19.

GUEDES M., DUPUY P. From decussatiuon to distichy, with some comments on current theories of phyllotaxy. - Bot. J. of Linnean Society, 1983, v.87, N 1, p.1-12.

HONDA H., TOMLINSON P., FISHER J. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. - Amer. J. Bot, 1981, v.68, N 4, p.569-585.

KIRCHOFF B. Allometric growth of the flowers in five genera of marantaceae and Canna (Cannaceae). - Botanical Gazette. 1983, v.144, N 1, p.110-118.

KUMMEROW J., ELLIS B., KUMMEROW S., CHAPIN F. Spring growth of shoots and roots in shrubs of an alaskan muskeg. - Amer.J.Bot. - 1983. - v.70. - N 10, p.1509-1515.

LARSON D. Morphological variation and development in Ramalina Menziesii Tayl. - Amer.J.Bot., 1983, v.70, N 5, p.668-681.

LINTILHAE P., VESECKY T. Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 1. Photoelastic derivation of principal stress with a discussion the concept of axillarity and the significance of the "arccuate shell zone".- Amer.J.Bot. 1980, v.67, N 10, p.1477-1483.

MAUSETH J. A morphometric study of Echinocereus engelmanii (Cactaceae). 1. Shoot apical meristeme at germination. - Amer.J.Bot. 1980, v.67, N 3, p.173-181.

MAUSETH J. A morphometris study of the ultrastructure of Echinocereus engelmanii (Cactaceae). 2. The mature, zonate, shoot apical meristem - Amer.J.Bot. 1981a, v.68, N 68, p.96-100.

MAUSETH J. A morphometric study of the ultrastructure of Echinocereus engelmanii (Cactaceae). 3. Subapical and mature tissues. - Amer.J.Bot.,1981b, v.68, N 4, p.531-534.

MAUSETH J., NIKLAS K. Constancy of relative volumes of zones in shoot apical meristems in Cactaceae: implications concerning meristem size, shape and metabolism. - Amer.J.Bot, 1979, v.66, N 8, p.933-939.

MAYERS A., LORD E. Comparative flower development in the cleistogamous species Viola odorata. 1. A growth rate study. - Amer.J.Bot. 1983, v.70, N 10, p.1548-1555.

MAYERS A., LORD E. Comparative flower development in the cleistogamous species Viola odorata. 2. An organographic study. - Amer.J.Bot. 1983b, v.70, N 10, p.1556-1563.

MEICENHEIMER R. Change in Epilobium phyllotaxy during reproductive transition. - Amer.J.Bot., 1982, v.69, N 7, p.1108-1118.

NIKLAS K., MAUSETH J. Simulation of geometric constrains on the packing of cells in shoot apical meristems: implications concerning zonata apices. - Amer.J.Bot, 1980, v.67, N 5, p.715-732.

NIKLAS K., O'ROURKE T. Growth pattern of plants that maximize vertical growth and minimize internal stresses. - Amer.J.Bot, 1982, v.69, N 9, p.1367-1374.

PIGOTT C. Effect of photoperiod and wate supply on apical abscission of longhoots of Tilia cordata Mill. - New.Phytol., 1984, v.97, N 4, p.575-581.

RICHARDS J. Developmental potential of axillary bids of water hyacinth, Eichormia crassipes solms. (Pontederiaceae). - Amer. J.Bot, 1982, v.69, N 4, p.615-622.

SCHULTZ J., NOTHNAGLE P., BALDMIN I. Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwoods tree species. - Amer.J.Bot. 1982, v.69, N 5, p.753-759.

STEINGRAEBER D., KASCHT L., FRANCK D. Variation of shoot morphology and bifurcation ration in sugar maple (Acer saccharum) saplings. - Amer. J.Bot, 1979, v.66, N 4, p.441-445.

WOLGAST I., ZEIDE B. Reproduction of trees in a variable environment. - Bot. gaz, 1983, v.144, N 2, p.260-261.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

В В Е Д Е Н И Е 3

Г л а в а I. АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ИССЛЕДУЕМОЙ ПРОБЛЕМЫ 5

Терминология и определения 5

Предметная область морфогении 6

Общая морфогения 8

Органогенез 8

Эколого-эволюционная морфогения I3

Г л а в а 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ I4

Характеристика эмпирического материала I4

Методы сбора информации I6

Методы обработки данных I7

Логическая структура I8

Г л а в а 3. ФОЛИОГЕНЕЗ 20

Фолиогенез в субарктических условиях 20

Общая временная характеристика 20

Динамическая характеристика связей 27

Интегральное описание корреляций 28

Орбитальные системы корреляций 30

Динамическая характеристика воздействия 34

Структура и динамика факторов воздействия 40

Количественная идентификация суперфакторов 40

Интегральная количественная характеристика воздействия 44

Удельный вес влияния факторов 49

Широтный анализ фолиогенеза 54

Географическое сравнение корреляций (Ялта, Львов, Рига, Апатиты) 54

Географическое сравнение факторных отображений (Ялта, Львов, Рига, Апатиты) 60

Г л а в а 4. МОРФОГЕНЕЗ ПОБЕГА 64

Системный морфогенез побега 64

Органогенез 64

Корреляционный комплекс побега 68

Факторный комплекс побега 72

Взаимосвязь элементарных и комплексных составляющих формирующегося побега 75

Свойства параметрических систем 75

Естественные и формальные уровни 77

Причинная цепь целостного морфогенеза 80

З А К Л Ю Ч Е Н И Е 83

Л И Т Е Р А Т У Р А 86

А.В.Кузьмин

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ МОРФОГЕНИЯ РАСТЕНИЙ:
АНАЛИЗ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ И ФАКТОРНЫХ СИСТЕМ

Редактор Г.В.Сивцова
Технический редактор В.А.Ганичев

Подписано к печати 30.06.88. ПН-00024.
Формат бумаги 60х84 I/8. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл.печ.л. II.63. Уч.-изд.л. 9.23. Усл.краско-отт. II.63. Тираж 300 экз.
Заказ № 280. Цена 65 коп.

Ордена Ленина Кольский филиал им.С.М.Кирова АН СССР
184200, Апатиты, Мурманская область, Ферсмана, I4